Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND UNTERDEUFSTETTEN — **L. BRAUNER** MÜNCHEN — **E. BÜNNING** TÜBINGEN

51. BAND, 2. HEFT

MIT 82 TEXTABBILDUNGEN UND EINEM PORTRÄT

(ABGESCHLOSSEN AM 20. MÄRZ 1958)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1958

Planta (Berl.)

Preis DM 31.60

Planta, Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abteilung E). Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*.

Die Zeitschrift „Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophotographien u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an
Professor Dr. Leo Brauner, *München 19*, *Menzingerstr. 67*, *Botanisches Institut der Universität*, oder an
Professor Dr. Erwin Bünning, *Tübingen*, *Botanisches Institut der Universität*, *Wilhelm-Straße 5*.

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

51. Band **Inhaltsverzeichnis** 2. Heft

Seite

Widmung an O. Renner. Mit einem Porträt 103

Frey-Wyssling, A., und E. Kreutzer, Die submikroskopische Entwicklung der Chromoplasten in den Blüten von Ranunculus repens L. Mit 13 Textabbildungen 104

Brauner, L., und A. Hager, Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption. I. Mit 19 Textabbildungen 115

Laibach, F., Über den Artbastard Arabidopsis suecica (Fr.) Norrl. × A. thaliana (L.) Heynh. und die Beziehungen zwischen den Gattungen Arabidopsis Heynh. und Cardaminopsis (C. A. Meyer) Hay. Mit 9 Textabbildungen 148

Kandler, O., Untersuchungen über den Einfluß von Substratzufuhr auf den Abbau zelleigenen Materials bei C^{14}-markierter Chlorella. Mit 1 Textabbildung 167

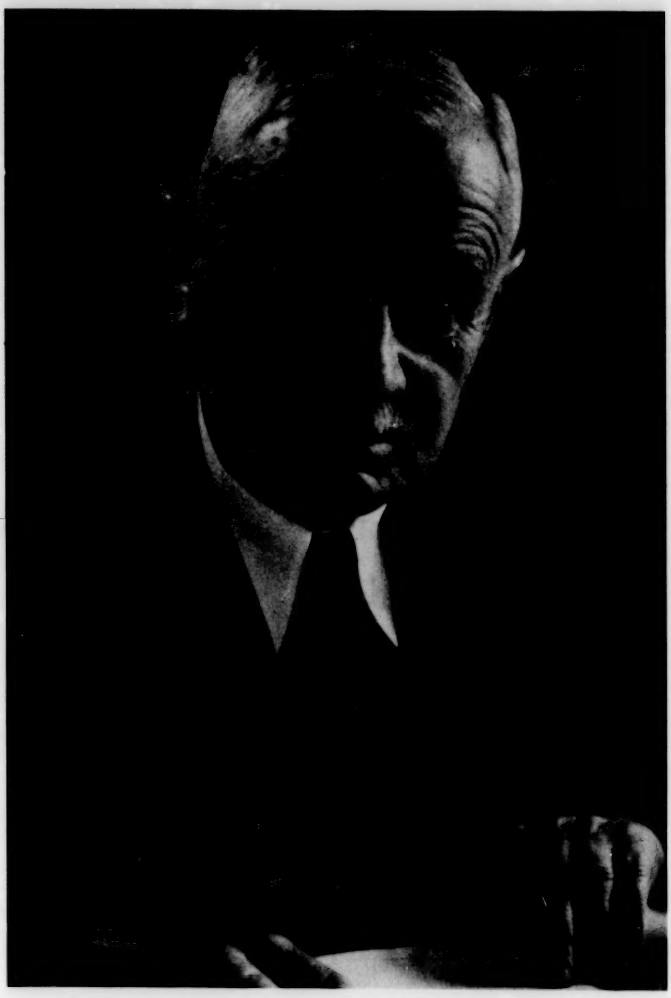
Schötz, F., Beobachtungen zur Plastidenkonkurrenz bei Oenothera und Beiträge zum Problem der Plastidenvererbung. Mit 1 Textabbildung 173

Ziegler, H., Über die Atmung und den Stofftransport in den isolierten Leitbündeln der Blattstiele von Heracleum mantegazzianum Somm. et Lev. Mit 5 Textabbildungen 186

Harder, R., und R. Bünsow, Über die Wirkung von Gibberellin auf Entwicklung und Blütenbildung der Kurztagpflanze Kalanchoë blossfeldiana. Mit 11 Textabbildungen 201

Schwemmle, J., Über Kreuzungen mit verschiedenen Formen der Oenothera odorata bei Früh- und Spätbestäubung. Mit 23 Textabbildungen . . . 223

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.



O. Renner

Planta, Bd. 51 (1958)

Springer-Verlag
Berlin · Göttingen · Heidelberg

Otto Renner

zur Vollendung seines 75. Lebensjahres

von seinen Freunden und Schülern

gewidmet

Planta, Bd. 51, S. 104—114 (1958)

Aus dem Institut für Allgemeine Botanik
der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich

DIE SUBMIKROSKOPISCHE ENTWICKLUNG DER CHROMOPLASTEN IN DEN BLÜTEN VON RANUNCULUS REPENS L.*,**

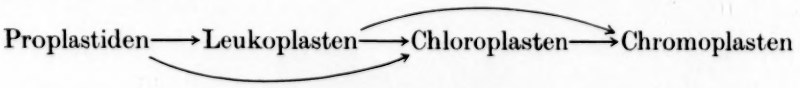
Von

A. Frey-Wyssling und Emilia Kreutzer

Mit 13 Textabbildungen

(Eingegangen am 27. November 1957)

Über die submikroskopische Entwicklung der Chloroplasten gibt es eine ganze Reihe neuerer Untersuchungen, die zu sehr wichtigen Erkenntnissen geführt haben. Im Gegensatz dazu weiß man über den Feinbau der Chromoplasten recht wenig. Steffen und Walter[19] beobachteten submikroskopische Filamente in den Chromoplasten von *Solanum*-Früchten und Hagebutten. Im übrigen ist man jedoch auf die klassischen Beobachtungen von Schimper[17] angewiesen, die erstaunlich gut und richtig sind. Er stellte bereits fest, daß die gelben Pigmente der Chromoplasten an keine besonderen Strukturen gebunden sind, sondern daß sie als kristalline oder tröpfchenartige Einschlüsse auftreten. Die Tröpfchen sind meist peripher gelagert, so daß das Innere der Plastiden farblos erscheint. Wenn sie sich indessen regelmäßig auf der ganzen Plastidenoberfläche verteilen, erinnert das mikroskopische Bild in der Aufsicht stark an die Granenstruktur der Chloroplasten (Abb. 2). Schimper war der Meinung, daß solche Chromoplasten, die er aus Leukoplasten entstehen sah, unter Umständen ergrünen und sich in Chloroplasten umwandeln können. Hierauf begründet sich die Theorie der reversiblen gegenseitigen Umwandelbarkeit der Leuko-, Chloro- und Chromoplasten. Diese Reversibilität darf indessen nicht als ein allgemeines Verhaltensprinzip der Plastiden gelten, denn es kann gezeigt werden, daß im allgemeinen eine monotrope Plastidenmetamorphose nach dem Schema:



stattfindet; dabei kann die eine oder andere Stufe übersprungen werden. Aber die Metamorphose beruht auf so tiefgreifenden submikroskopischen Strukturwandlungen, daß wie bei allem biologischen Geschehen eine Rückkehr in entwicklungsgeschichtlich frühere Stadien, was einer

* Aus Mitteln des Schweizerischen Nationalfonds durchgeführte Untersuchung.
** O. Renner zum 75. Geburtstag gewidmet.

Verjüngung gleich käme, nicht mehr möglich ist. Das gilt insbesondere von den Chromoplasten, deren Entstehung eine Art Degeneration der Plastiden einleitet. Das Ziel unserer Arbeit ist daher, diese Vorgänge im Elektronenmikroskop zu verfolgen.

Untersuchungsmaterial

Als günstiges Prüfobjekt erwiesen sich die gelben Blüten von *Ranunculus repens* L., die während mehreren Monaten zur Verfügung stehen. Zur Untersuchung gelangten die obere und die untere Epidermis des inneren und äußeren Perianthringes (d. h. Honig- und Perigonblätter). Sie wurden mit einer feinen Pinzette abgezogen und in isotonischer Rohrzuckerlösung im lebenden Zustande mikroskopiert.

Für die Untersuchung im Elektronenmikroskop wurden die Epidermen oder 0,2—0,3 mm dicke Schnitte durch die Honigblätter mit 1% Osmiumsäure in Veronalpuffer fixiert[9], über eine Acetonreihe entwässert und in einem Methyl-Butyl-Methacrylat-Gemisch[14] oder in Araldit[6] eingebettet. Araldit lieferte bessere Präparate. Mit Hilfe von Glasmessern wurden Ultrafeinschnitte gewonnen, die im Philips-Elektronenmikroskop zur Untersuchung gelangten.

Untersuchungsergebnisse

1. Vitalbeobachtungen im Phasenmikroskop

Hiefür eignete sich am besten die obere Epidermis der Honigblätter, da sie verglichen mit den anderen Epidermen am pigmentreichsten ist. Brauchbar ist allerdings nur der matte Grund des Honigblattes, weil der obere glänzende Abschnitt von einer leuchtend gelben Cuticula bedeckt ist, die eine klare Beobachtung behindert.

Die Chromoplasten entstehen aus kleinen blaßgrünen Chloroplasten, die Stärkekörner enthalten (Abb. 1). Das Chlorphyll erscheint auf Grund der Rotfluorescenz im ultravioletten Licht homogen verteilt. Während der Bildung der Chromatophoren nehmen Stärke und Chlorophyll mengenmäßig nach und nach ab, während das gelbe Pigment rasch überhand nimmt. Die Carotinoide befinden sich in Kügelchen, die auf den ersten Blick wie Grana aussehen (Abb. 2). Im weiteren Verlauf der Entwicklung erkennt man jedoch deutlich, daß es sich um gelbe Tröpfchen und im Gegensatz zu den Chloroplasten nicht um übereinander geschichtete Scheiben handelt. In dieser Hinsicht müssen wir die Interpretation der Photomikrographie von Abb. 14 der Arbeit Frey-Wyssling, Ruch und Berger[4] korrigieren, indem dort bei Chromoplasten in Profilansicht Granensäulen vorgetäuscht wurden. Die carotinoidhaltigen Kügelchen sollen auf Grund der unten folgenden Diskussion als Globuli[24] bezeichnet werden.

In den völlig geöffneten Blüten platzen die Chromoplasten bei der leisesten Störung, worauf die Globuli frei werden und in den Zellen wie Öltröpfchen dispergiert erscheinen. Sie färben sich mit Nilblausulfat rosa und mit Sudan III rot, was auf einen hohen Lipoidgehalt hindeutet;

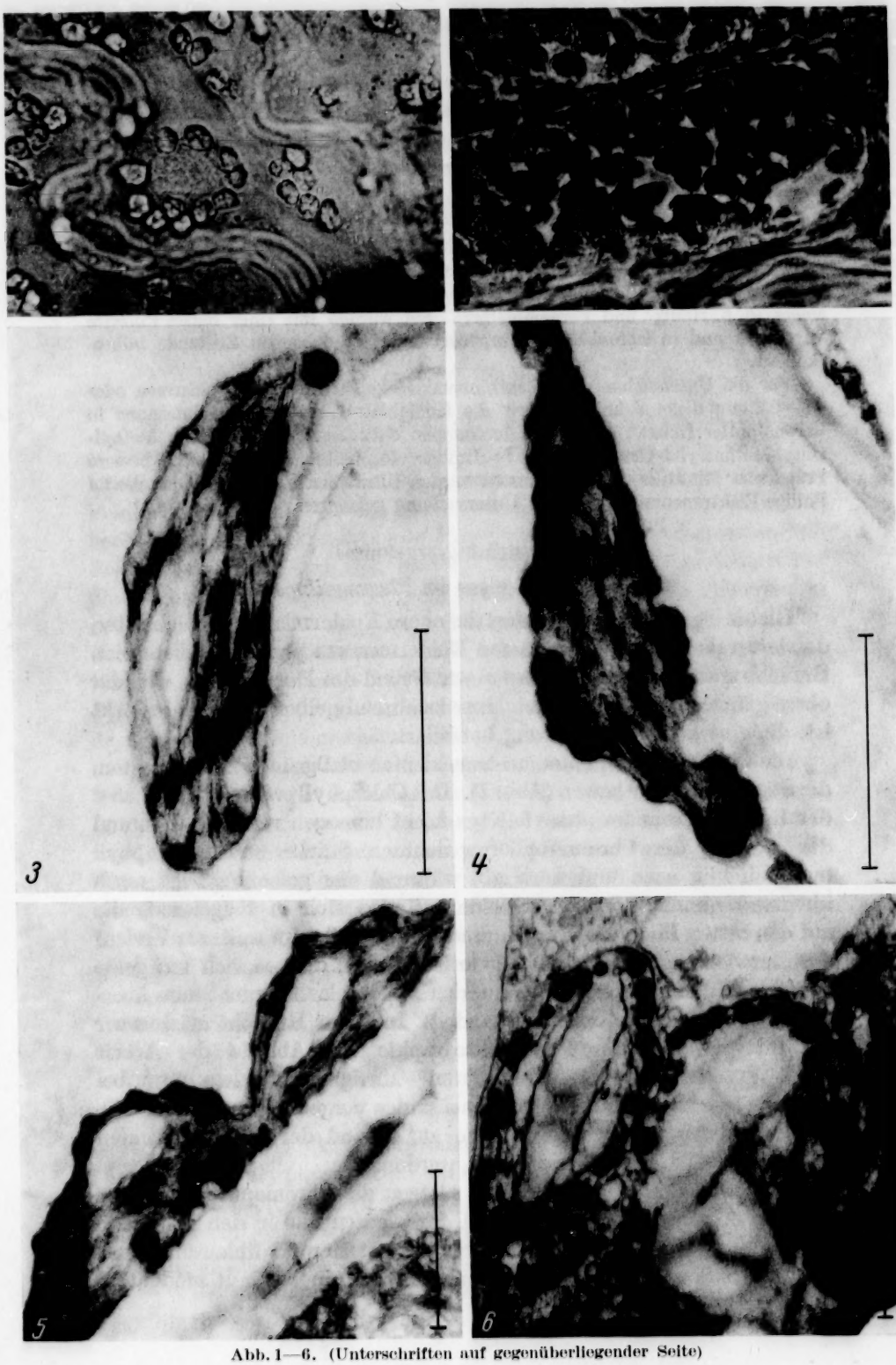


Abb. 1—6. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

ferner geben sie mit Jodjodkalium eine grüne Färbung, die als Carotintest betrachtet wird.

In einem der Oberseite des Honigblattes in Längsrichtung entnommenen Epidermisstreifen findet man alle möglichen Entwicklungsstadien der Chromoplasten. An der Basis gibt es blaßgrüne Plastiden mit ein oder mehreren Stärkekörnern. In höher gelegenen Zellen findet man Plastiden mit an Größe zunehmenden Globuli, in denen die Chlorophyll-Fluorescenz zusehends abnimmt. Noch weiter oben erscheinen dann dunkelgelbe Chromoplasten mit leuchtend gelben, in einem blaßgelben Stroma suspendierten Tröpfchen.

In der unteren Epidermis der Honigblätter ist die Entwicklung der Chromoplasten ähnlich; aber sie werden nie so pigmentreich wie auf der Oberseite, indem die Globuli klein oder sogar unter dem Auflösungsvermögen des Phasenmikroskopes bleiben, wodurch solche Chromatophoren homogen erscheinen. Ferner bleibt das Chlorophyll länger erhalten. Die Chromoplasten zeigen oft eine Tränen- oder Hantelform, wenn sie mechanisch oder osmotisch in ihrem Gleichgewicht gestört werden; es wäre jedoch falsch, solche Bilder als Teilungsfiguren deuten zu wollen.

In der Innenepidermis der Perigonblätter werden die Amyloplasten unter Umgehung der Chlorophyllbildung direkt zu Chromoplasten. Man findet dann einige große, zentrale Stärkekörner, die peripher von einem Kranz gelber Globuli umgeben sind.

2. Feinschnitte im Elektronenmikroskop

Die jungen Honigblätter enthalten kleine stärkehaltige Proplastiden, die das übliche Lamellarsystem entfalten. Sie wachsen und differenzieren sich dabei zu Jungchloroplasten mit wenigen Granen (Abb. 3). Gleichzeitig erscheinen die ersten osmophilen Globuli mit Durchmessern bis 1500 Å (Abb. 4 u. 5). Ihr Bildungsort liegt zwischen den Lamellen, und sie nehmen zahlenmäßig und an Größe ständig zu, wodurch die Lamellenstruktur nach und nach zerstört wird.

In der Epidermis der Perigonblätter behindern die persistierenden großen Stärkekörner, welche die Globuli gegen die Oberfläche der Plastiden drängen, die Beobachtung der Lamellierung (Abb. 6). In

Abb. 1. Zusammengesetzte Stärkekörner in sehr bleichen gelbgrünen Plastiden der Innenepidermis eines jungen Perigonblattes (äußerer Perianthring) (Phasenkontrast)

Abb. 2. Innenepidermis eines Honigblattes (innerer Perianthring), mit leuchtend gelben Chromoplasten. Die gelben Globuli täuschen eine Granenstruktur vor (Phasenkontrast)

Abb. 3. Querschnitt durch einen Jungchloroplasten der Außenepidermis eines Honigblattes mit Stärke, lamelliertem Stroma und einigen Granen

Abb. 4. Wie Abb. 3. Übergangsstadium mit einigen großen Globuli zwischen den Lamellen

Abb. 5. Wie Abb. 3. Jungchloroplasten mit Stärke und Globuli

Abb. 6. Plastiden der Innenepidermis eines Perigonblattes mit zentralem Stärkekorn und peripheren Globuli

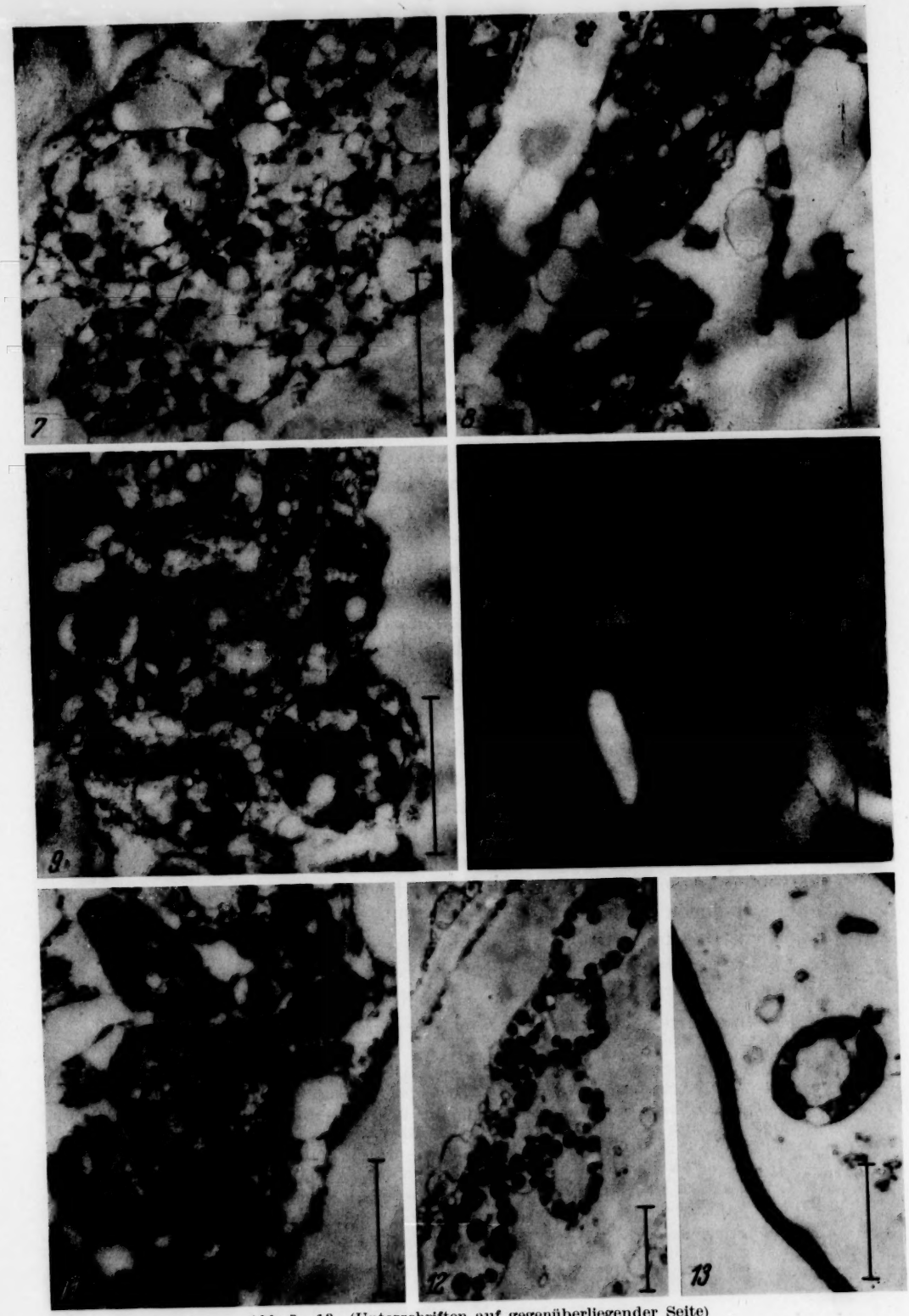


Abb. 7—13. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

stärkefreien Plastiden befinden sich die Globuli jedoch deutlich zwischen den Lamellen, durch die sie voneinander getrennt sind (Abb. 4). Im Laufe der weiteren Entwicklung werden dann die Lamellenabstände durch das Wachstum der Globuli lokal ausgeweitet (Abb. 8, 9 u. 10), und die regelmäßige Schichtung wird unterbrochen. Schließlich bricht die ganze Innenstruktur zusammen; übrig bleibt nur noch die Plastidenhaut, die den ganzen desorganisierten Plastideninhalt zusammenhält. Die Globuli ordnen sich dieser Außenmembran entlang an (Abb. 12, 13) und schließen eine zentrale Vacuole ein.

Übergangsformen zwischen Chloro- und Chromoplasten sind sehr selten, so daß nur wenige solche Stadien festgestellt werden konnten (Abb. 4 u. 5). Hieraus folgt, daß die Bildung der Chromoplasten äußerst rasch vor sich geht. Es ist wahrscheinlich, daß vielfach gar keine grünen Granen zur Entwicklung gelangen, sondern daß sich die Proplastiden über ein kurzlebiges Leukoplastenstadium direkt in Chromoplasten verwandeln. Die Leukoplastenstärke bleibt oft über die Desorganisation der Plastidenstruktur hinaus erhalten.

Diskussion

Bisher sind drei verschiedene Typen von Chromoplasten beschrieben worden.

1. Plastiden, in denen *Carotinoidkristalle* entstehen[17, 27],
2. Plastiden mit einem *filamentösen* submikroskopischen Bau[19] und
3. Plastiden mit einer Anhäufung der hier beschriebenen *Globuli*.

Der dritte Typus, dessen Entwicklungsgeschichte hier abgeklärt wurde, ist dadurch interessant, daß er deutliche Beziehungen zu den grünen Plastiden aufweist, denn osmophile Globuli sind wiederholt auch in aktiven Chloroplasten beobachtet worden[9, 10, 11, 12, 13, 20, 21, 24]. Sie treten auch im Augenfleck gewisser Algen auf[16, 26], so daß also offenbar in Lipoidtropfen gelöste Carotinoide die allgemeine Form vorstellen, in welcher diese Pigmente vorkommen.

Weil die Globuli aus den zwei Komponenten Lipoid und Pigment bestehen, ergeben sich eine Reihe interessanter Fragen hinsichtlich der Entstehung und der physiologischen Bedeutung ihrer beiden Bestandteile.

Abb. 7. Chromoplasten der Innenepidermis eines Honigblattes mit Vacuolen

Abb. 8. Wie Abb. 7. Chromoplasten mit Vacuolen und desorganisiertem Lamellensystem. Man beachte die verschiedenen Größen der Globuli und ihre unterschiedliche Osmophilie

Abb. 9. Wie Abb. 8

Abb. 10. Wie Abb. 7. Desorganisierter Chromoplast mit zentralem Stärkekorn. Man beachte die Doppelkontur der Außenmembran

Abb. 11. Wie Abb. 7. Weitere Desorganisierung des Lamellarsystems, die Globuli sind peripher angeordnet

Abb. 12. Innenepidermis eines Honigblattes einer Blüte in voller Anthese. Innenstruktur der Plastiden völlig aufgelöst, nur die Globuli und die Außenmembran bleiben übrig

Abb. 13. Wie Abb. 12. Einzelner Chromoplast mit verschiedener Osmophilie der Globuli

a) Pigmentbildung. Da die Carotinoide bei der Photosynthese eine Rolle als Überträger von Lichtenergie spielen, muß ihre Bildung wie jene des Chlorophylls durch ein enzymatisches Stufensystem katalysiert werden. Wichtig ist, daß dieses System ohne Lichteinwirkung vollständig durchlaufen wird, so daß die gelben Pigmente im Gegensatz zu den Chlorophyllen also auch im Dunkeln entstehen. Soweit die Carotinoide an der Kohlensäureassimilation beteiligt sind, treten sie morphologisch weder im Licht- noch im Elektronenmikroskop hervor. Sie sind wie das Chlorophyll in amikroskopischer Verteilung in die submikroskopischen Lamellen der Chloroplasten eingebaut. Nach den Untersuchungen Borsdorffs[3] wird mit Fettlösungsmitteln nur ein Teil der Karotinoide aus den Plastiden herausgelöst, während ein anderer Teil hartnäckig zurückgehalten wird, denn trotz erschöpfender Lipoidextraktion weisen die Granen der Chloroplasten noch stets eine starke UV-Absorption im Gebiete des Maximums der Carotinoid-Extinktionskurven auf.

Wenn sich gelb gefärbte Globuli bilden, muß also ein Pigmentüberschuß entstanden oder die Carotinoide müssen durch Desorganisation des submikroskopischen Lamellensystems frei geworden sein. Wenn man die Lamellen im Elektronenmikroskop verschwinden sieht, ist die zweite Möglichkeit zweifellos gegeben; doch wird vor allem der erste Weg beschritten, da ja submikroskopische Globuli bereits in den funktionierenden Chloroplasten auftreten. Einmal gebildetes Carotinoid zeigt eine unerwartete Beständigkeit; z. B. passiert das Lutein der Chlorophyllkörner den Verdauungstrakt und die Blutbahn der Grasfresser als inerte Verbindung, um dann im Milchfett und Eidotter oder im Corpus luteum unverändert wieder zu erscheinen.

Die Carotinoide sind wahrscheinlich für die starke Osmophilie der Globuli verantwortlich, da ihr System konjugierter Doppelbindungen in hervorragender Weise befähigt ist, Osmiumtetroxyd anzulagern und zu reduzieren[1,5].

b) Die Lipophase. Die Natur der Lipoide, in denen die Carotinoide gelöst erscheinen, ist vollständig unbekannt. Es stehen nur Analogieschlüsse zur Verfügung. Man weiß, daß in der Zelle entstandene Fett-Tröpfchen Carotinoide aufnehmen und speichern können. Klassische Beispiele stellen die gelben oder orangen Fett-Tröpfchen in den Früchten des Ölbaumes oder der Ölpalme dar, aus denen das gelbe Olivenöl oder das technisch verwendete tief orange gefärbte Palmöl gewonnen werden. In solchen Fällen bezeichnet man die Carotinoide als *Lipochrome*. Es ist jedoch unsicher, wieweit diese Verhältnisse auch für die zur Diskussion stehenden Globuli gelten.

Die Lipoide vermögen die Osmiumsäure nur zu reduzieren, wenn sie ungesättigte Verbindungen wie z. B. Ölsäure enthalten[1,5]. Sicher

ist ihre Osmophilie, d. h. die „Färbbarkeit" mit Osmium geringer als jene der Carotinoide. Es sollte daher die Möglichkeit bestehen, die in den Globuli gespeicherten Carotinoidmengen vergleichend abzuschätzen. Tatsächlich haben wir beobachtet, daß manchmal nebeneinanderliegende Kügelchen verschieden schwarz erscheinen (Abb. 6, 9, 13). Da diese unter genau den gleichen Bedingungen der „Färbung" unterzogen worden sind, könnte man die blassen Globuli als carotinoidärmer ansprechen. Es ist jedoch zu bemerken, daß in jungen Stadien solche Unterschiede weniger ausgeprägt sind (Abb. 4). Das heißt, die beiden Bestandteile erscheinen bei der Entwicklung der Globuli mehr oder weniger gleichzeitig, was auf eine Koppelung der Bildung von Pigment und Lipoid hindeutet. Man muß daher, bis eine genaue Analyse aller Teilvorgänge der Carotin- und Lipoidsynthese und deren gegenseitiger Abhängigkeit möglich sein wird, die *Globuli als Einheit* betrachten.

c) Die Globuli als Chromo-Lipoide. Die Globuli treten im Laufe der Plastidenentwicklung zuerst als submikroskopische osmophile Kügelchen in grünen Jungchloroplasten oder als mikroskopische gelbe Pigmentträger in gelben Plastiden auf. Sie besitzen also Dimensionen ganz verschiedener Größenordnung. Auffallende Größenunterschiede machen sich auch innerhalb der gleichen Population submikroskopischer Globuli zwischen den Lamellen aktiver Chloroplasten und namentlich auch bei den hier abgebildeten Globuli der Chromoplasten bemerkbar (Abb. 8, 9, 10). Die Größenschwankung übertrifft die Variationsbreite, wie sie sonst bei Differenzierungen innerhalb der Plastiden auftritt, bei weitem (vgl. die gleichmäßige Größe der Granen eines bestimmten Chloroplasten[7] oder der Teilstücke zusammengesetzter Stärkekörner). Ferner besitzen die Globuli keine Innenstruktur und keine spezifische Formgestaltung, sondern sie erscheinen im Elektronenmikroskop völlig homogen und nehmen, wie ihr Name sagt, eine offenbar durch die Oberflächenspannung bedingte Kugelform an. Es hat deshalb den Anschein, als ob die Globuli nicht Gebilde der zielbewußten Morphogenese seien, sondern daß sie infolge einer gewissen Überproduktion der sonst nur in kleinen Mengen notwendigen Chromolipoide als Entmischungsprodukt aus dem Stoffwechsel ausscheiden.

Wettstein[24] diskutiert die Frage, ob die Globuli der normalen Chloroplasten wegen ihres sehr frühzeitigen Erscheinens eventuell als Reservestoffe für die weitere Entwicklung des Chloroplasten dienen, so daß ihnen also eine ähnliche Funktion zukäme wie dem Nucleolus im Kern. Diese Deutung ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen; doch ist zu bedenken, daß die Bildung der Globuli in den Chloroplasten sehr launisch erfolgt. Manchmal sind sie zahlreich, oft spärlich, und häufig fehlen sie ganz; ferner ist ihre Größe, wie erwähnt, sehr variabel, und ihre Verteilung erscheint vollkommen willkürlich. Hie und da

treten sie zu Gruppen zusammen; meist erscheinen sie jedoch einzeln, und stets bleiben große Gebiete frei von diesen Einschlüssen. Ferner hat man den Eindruck, daß es sich in den Chloroplasten um ein störendes Moment der wunderbar regelmäßigen Lamellenstruktur handelt, deren gesetzmäßiger Aufbau durch die Globuli ganz unmotiviert unterbrochen wird.

Wir möchten daher die Bildung der Globuli deuten als das Ergebnis einer Überschußproduktion, deren Erzeugnisse außerhalb der energieverbrauchenden Morphogenese vorübergehend oder endgültig aus dem Stoffwechsel ausscheiden und sich nach den physikalisch-chemischen Gesetzen der Entmischung oder der Coacervation den formativen Kräften der cytologischen Differenzierung entziehen.

Diese Anschauung würde möglicherweise das Geschehen in etiolierten Chloroplasten erklären[22]. Durch das Fehlen von Licht werden für Aufbau und Erhaltung des Chlorophylls und der Lamellenstruktur unentbehrliche Vorgänge unterbunden, während offenbar die Synthese der Chromolipoide weiter geht. Die einsetzende Entmischung ist durch das Fehlen oder die Beeinträchtigung der submikroskopischen Lamellenstruktur nicht behindert, so daß nur eine geringe Anzahl größerer lichtmikroskopisch sichtbarer Globuli und im Extremfalle sogar nur ein einziges Kügelchen entsteht. Dieses hat indessen nichts mit dem sog. primären Granum[2,22] der Proplastiden zu tun, denn jenes Plastidenzentrum[8,10] besitzt als Prolamellarkörper eine submikroskopische Gitterstruktur, während die Globuli im Elektronenmikroskop völlig homogen erscheinen.

Offenbar spielt bei den „aurea"-Mutanten und Bastardschecken, deren Chloroplasten aus genetischen Gründen kein Chlorophyll zu bilden vermögen[15,18,23,25], der gleiche oder ein ähnlicher Mechanismus. Es scheint, daß bei den gelben Mutanten der Gerste ein Teil des Bildungsmaterials, das normalerweise für den Aufbau des Lamellarsystems zur Verwendung gelangt, in die Bahn der Chromolipoidsynthese miteinbezogen wird, denn bei den „xantha"-Formen wird die Zahl der Globuli vermehrt, und es besteht die Möglichkeit, daß sie nicht nur Carotinoide, sondern sogar Chlorophyll b speichern[24].

Bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Chromoplasten von *Ranunculus repens* erscheint die Bildung der Globuli in noch höherem Maße gesteigert als bei den erwähnten „xantha"-Mutanten der Gerste. Während indessen dort die Lamellenstruktur nicht zur Ausbildung gelangt, schaltet sich hier die Entstehung der Globuli erst ein, nachdem die normale Lamellierung erreicht ist, jedoch bevor die typische Granenbildung zum Abschluß kommt, denn wir konnten nur Ansätze zu dieser für die Chloroplasten charakteristischen Differenzierung feststellen. Man kann daher sagen, daß die Bildung der Chromoplasten im vorliegenden

Falle auf dem Stadium der Jungchloroplasten einsetzt. Durch das starke Wachstum der Globuli werden die Lamellen auseinander gedrängt und dann sehr rasch vollkommen desorganisiert. Außer der Plastidenhaut, eventuell übriggebliebener Stärke und bei der Zerstörung des Lamellenbaues entstandenen Vacuolen lassen sich im mit mikroskopischen Globuli angefüllten Plastiden keinerlei Strukturelemente mehr erkennen. Man erhält den Eindruck eines gänzlichen Strukturzusammenbruches. Die periphere Anordnung der Globuli erscheint keineswegs als Ausdruck einer besonderen Strukturordnung, sondern lediglich als das Ergebnis der Einwirkung von Oberflächenkräften.

Unter diesen Umständen ist man wohl berechtigt, die Chromoplastenbildung als eine Art Lipophanerose zu deuten[4,27]. Wieweit dabei zu Beginn der Desorganisation noch formative Kräfte beteiligt sind oder ob es sich lediglich um eine außerhalb des Energiewechsels der Zelle sich abspielende Entmischung handelt, ist schwer zu entscheiden. Wenn die Globuli in den Augenflecken der Algen[16,26] eine entscheidende physiologische Funktion übernehmen, stellt man fest, daß sie unter Kontrolle der Morphogenese bleiben, indem alle in ähnlicher Größe ausgebildet und an ganz bestimmten Stellen im Inneren der Chloroplasten angehäuft und flächenhaft angeordnet werden. So etwas trifft jedoch bei der hier beschriebenen Entmischung keineswegs zu. Die ausgebildeten Chromoplasten machen vielmehr den Eindruck degenerierter Plastiden mit völlig passiver Funktion. Man muß sie als alloplasmatische Organelle ohne eigenen Stoffwechsel bezeichnen. Es ist unter diesen Umständen klar, daß eine Rückführung solcher Chromoplasten in den Zustand der hochorganisierten Chloroplasten völlig ausgeschlossen ist. Die vorliegende Studie spricht daher gegen die Hypothese der reversiblen Plastidenumwandlung SCHIMPERs und bildet eine starke Stütze für die Theorie der monotropen Plastidenumwandlung.

Summary

Electron microscopic studies of the development of yellow chromoplasts in the perianth of *Ranunculus repens* L. show, that the structures characteristic of these yellow plastids are homogeneous osmophilic globuli up to 1500 Å in diameter which first appear in young chloroplasts or leucoplasts. They are formed between the lamellae and, while increasing in size and number, they destroy the lamellar structure until at maturity only these droplets remain lining the inner surface of the plastid membrane. It is most likely that they are formed as a result of lipophanerosis of the lamellar structures and that they represent the final stage in a monotropic plastid metamorphosis and can not revert to chloro-, or leucoplasts. This is supporting evidence for the theory of monotropic plastid transformation.

Transition forms have been found, having structures characteristic of both leuco-, chloro-, and chromoplasts at the same time, thus making the usual classification into these categories no longer tenable on the basis of submicroscopic morphology.

Literatur

[1] Bahr, G. F.: Exp. Cell Res. **7**, 457—479 (1957). — [2] Böing, J.: Protoplasma (Wien) **45**, 55—72 (1955). — [3] Borsdorff, R.: Diplomarbeit ETH Zürich (unveröff.). — [4] Frey-Wyssling, A., F. Ruch u. X. Berger: Protoplasma (Wien) **45**, 97—114 (1955). — [5] Frey-Wyssling, A.: Die submikroskopische Struktur des Cytoplasmas. Protoplasmatologia, Bd. II, 2. Wien: Springer 1955. — [6] Glauert, A. M., G. E. Rogers and R. H. Glauert: Nature (Lond.) **178**, 803 (1956). — [7] Granick, S. Handbuch der Pflanzenphysiologie, I. Herausg. von W. Ruhland. Berlin: Springer 1955. — [8] Heitz, E.: Exp. Cell Res. **7**, 609—611 (1954).— [9] Hodge, A. J., J. D. McLean and F. V. Mercer: J. biophys. biochem. Cytol. **2**, 597—607 (1957). — [10] Leyon, H.: Svensk. kem. T. **68**, 70—89 (1956). — [11] Leyon, H.: Exp. Cell Res. **7**, 609—611 (1954). — [12] Mercer, F. V., A. J. Hodge, A. B. Hope and J. D. McLean: Austr. J. biol. Sci. **8**, 1—18 (1955). — [13] Mühlethaler, K.: Int. Rev. Cytol. **4**, 197—220 (1955). — [14] Newman, S. B., E. Borysko and M. Swerdlow: J. Res. Nat. Bur. Stand. **43**, 183—199 (1949). — [15] Röbbelen, G.: Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **88**, 189—252 (1957). — [16] Sager, L., and G. E. Palade: Exp Cell Res. **7**, 584—588 (1954). — [17] Schimper, A. F. W.: Jb.wiss. Bot. **16**, 1—247 (1885). — [18] Schötz, F.: Z. Naturforsch. **10b**, 100—108 (1955). — [19] Steffen, K., u. F. Walter: Naturwiss. **42**, 395—396 (1955). — [20] Steinmann, E.: Experientia (Basel) **8**, 300—301 (1952). — [21] Steinmann, E., and F S. Sjörstrand: Exp. Cell Res. **8**, 15—23. — [22] Strugger, S.: Flora (Jena) **31**, 324—340 (1937). — [23] Stubbe, W., u. D. v. Wettstein: Protoplasma (Wien) **45**, 241—250 (1955). — [24] Wettstein, D. v.: Exp. Cell Res. **12**, 427—506 (1957). — [25] Wettstein, D. v.: Hereditas (Lund) **43**, 303—317. — [26] Wolken, J. J., and G. E. Palade: Ann. N. Y. Acad. Sci. **56**, 873—889 (1953). — [27] Zurzycki, I.: Act. Soc. Bot. Pol. (Krakau) **23**, 161—174 (1954).

Prof. Dr. A. Frey-Wyssling,
Institut für allgemeine Botanik der E. T. H. Zürich (Schweiz), Universitätsstr. 2

Planta, Bd. 51, S. 115—147 (1958)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

VERSUCHE ZUR ANALYSE DER GEOTROPISCHEN PERZEPTION. I.*

Von

L. Brauner und A. Hager

Mit 19 Textabbildungen

(Eingegangen am 4. Dezember 1957)

Einführung

Daß wir über die Natur des primären Perzeptionsvorganges beim Geotropismus noch so wenig wissen, liegt vor allem daran, daß uns keine chemischen Reaktionen bekannt sind, die das Schwerefeld unmittelbar auszulösen vermag. Als primäre Wirkung der Gravitation im verlagerten Organ ist demnach nur eine Massenverschiebung vorstellbar, die erst sekundär, auf noch ungeklärte Weise, zu einer physiologischen Querpolarisation führt. Die einzige direkt meßbare physikalische Veränderung im Schwerefeld, die bisher nachgewiesen werden konnte, ist die Entstehung elektrischer Potentialdifferenzen zwischen den Gegenflanken des horizontal gelegten Organs, hervorgerufen durch eine transversale selektive Ionenverschiebung im Membransystem des Gewebes. Es lag nahe, diesen „geoelektrischen Effekt" für eine elektrophoretische Ablenkung des Wuchsstoffstroms im exponierten Organ verantwortlich zu machen. Als Stütze für diese Vorstellung konnten zunächst die bekannten Versuche von Dolk (1936) und Dijkman (1934) gelten, die zu zeigen schienen, daß die nachgewiesene Anreicherung von aktivem Auxin in der unteren Organhälfte durch eine basipetale Ablenkung der im ganzen unverändert bleibenden Wuchsstoffzufuhr zustande käme.

Nun hat aber kürzlich Reisener (1957) aus dem Bünningschen Laboratorium über Versuche berichtet, die ernste Zweifel an der Realität einer Auxinverschiebung aufkommen lassen: Abgeschnittene Hafercoleoptilen wurden allseitig mit [2^{14}C]-markierter IES versorgt und sodann horizontal gelegt. Obwohl die Organe geotropisch reagierten, war kein signifikanter Unterschied in der Radioaktivität der Ober- und Unterhälfte festzustellen. Sollten sich diese Ergebnisse bestätigen, so müßte geschlossen werden, daß der im Schwerefeld verlagerte Stoff nicht das Auxin selbst ist, sondern ein anderes Agens, das die Aktivität des gleichmäßig verteilten Wuchsstoffes asymmetrisch verändert oder

* O. Renner zum 75. Geburtstag gewidmet.

aber den Querschnitt des Organs physiologisch polarisiert. Diese Möglichkeit deutet sich bereits in einigen älteren Versuchen von Brauner (1923) und von Botjes (1938) an. Brauner brachte dekapitierte Hafercoleoptilen für 10 min in horizontale Reizlage. Nach Überführung in die Vertikalstellung zeigten solche wuchsstoffverarmte Pflanzen nur dann merkliche geotropische Nachkrümmungen, wenn ihnen durch Wiederaufsetzen ihrer ungereizt gebliebenen Spitze erneut Auxin zugeführt wurde. Botjes konnte in intakten, jungen Tomatensprossen den Wuchsstoffgehalt durch Verdunklung soweit senken, daß sie selbst nach 24stündiger Horizontallage nicht mehr geotropisch reagierten. Wurden die Pflanzen dann vertikal gestellt und allseitig mit Auxinpaste versehen, so traten auch hier geotropische Nachkrümmungen im Sinne der vorherigen Exposition auf.

In beiden Fällen war es also auch im wuchsstofffreien Organ zu einer selbst nach dem Wiederaufrichten noch andauernden transversalen Polarisierung gekommen, die sich aber tropistisch erst dann auswirken konnte, sobald das fehlende Auxin wieder zur Verfügung stand.

Neuerdings hat de Wit (1957) jedoch auf Grund seiner eigenen Beobachtung die Möglichkeit einer geotropischen Induktion beim Fehlen von Wuchsstoff wieder ernsthaft bezweifelt. Er exponierte dekapitierte *Avena*-Coleoptilen unter Wasser horizontal und übertrug sie dann in Vertikalstellung in IES-Lösung. Da unter diesen Bedingungen niemals geotropische Nachkrümmungen auftraten, schloß de Wit, daß "the unilateral gravitational force is 'perceived' by the coleoptile only in the presence of growth substance".

In der vorliegenden Arbeit haben wir einen neuen Versuch unternommen, durch eine zeitliche Trennung der Induktion von der Bewegungsreaktion dem Verständnis des Wesens der ersten durch die Schwerkraft verursachten Veränderung näherzukommen. Dies konnte auf zwei Wegen erreicht werden:

1. durch geotropische Exposition intakter Pflanzen bei niederer Temperatur und

2. durch die Untersuchung des Verhaltens wuchsstoffverarmter Pflanzen.

Versuchsmaterial und Methodik

1. Anzucht und Vorbereitung zum Versuch

Als Versuchspflanzen dienten ausschließlich Keimlinge von *Helianthus annuus*. Gleich große Früchte wurden auf feuchtem Filterpapier im Brutschrank bei 28°C 36 Std lang angekeimt. Die Körner, deren Wurzeln dann etwa 3 mm lang waren, wurden nunmehr einzeln in kleine, mit sandiger Gartenerde gefüllte Präparatengläser (40 mm/20 mm ⌀) ausgepflanzt. Die Kulturen kamen jetzt in Lichtkammern, in denen sie durch je 4 Osram-Leuchtstoffröhren „weiß" von oben her tagsüber mit 3500 Lux bestrahlt wurden. Die Licht/Dunkel-Periode betrug 14 h/10 h, die Temperatur wurde auf 19—21°C, die Luftfeuchtigkeit auf etwa 70% gehalten.

4—5 Tage nach der Aussaat hatten die Pflanzen eine Hypokotyllänge von 3—5 cm erreicht. Sie wurden nunmehr in die Versuchsdunkelkammer übertragen, wo sie zunächst 1 Std lang zur Adaptation im Dunkeln verblieben.

2. Wuchsstoffverarmung

Für viele Versuche waren möglichst wuchsstofffreie Hypokotyle erforderlich. Dazu wurden die Keimlinge knapp unter der Ansatzzone der Kotyledonen dekapitiert und 4 Tage im Dunkeln bei 20°C und 90% relativer Feuchtigkeit belassen. Nach dieser Vorbehandlung verliert die Mehrzahl der Pflanzen ihr tropistisches

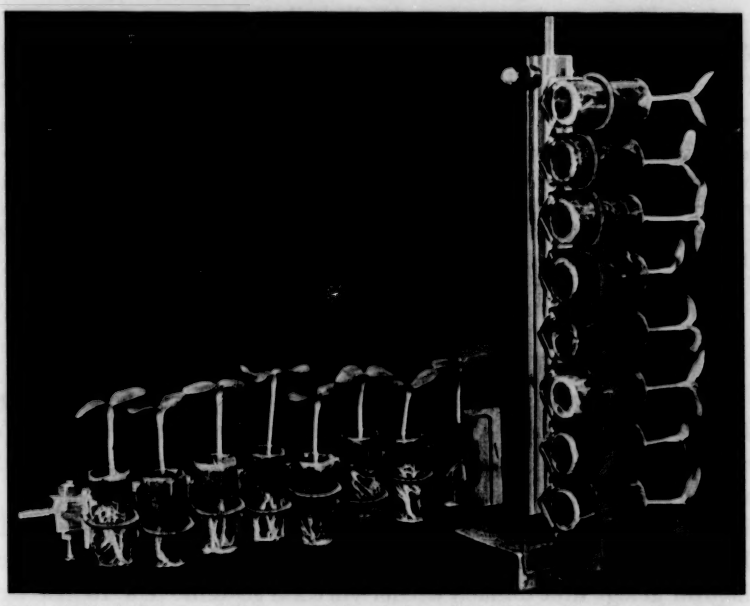


Abb. 1. Umlegbares Stativ zur geotropischen Exposition der Versuchspflanzen

Reaktionsvermögen vollständig. Für seine Wiederherstellung genügt es, wenn den Stümpfen dann wäßrige IES-Lösung von der Schnittfläche her zugeführt wird.

3. Zufuhr der Wuchsstofflösungen

Zur Untersuchung der Wirkung von Wuchsstoffen wurden den dekapitierten Keimpflanzen nach einer schon früher erprobten Methode (Brauner u. Vardar 1950) durch aufgesetzte konische Capillarröhrchen wäßrige Lösungen der zu prüfenden Substanzen zugeführt. Die Länge der Röhrchen betrug etwa 30 mm, ihr Gewicht im gefüllten Zustand etwa 170 mg.

4. Vorbereitung und Registrierung der Versuche

Die nach möglichst geradem Wuchs ausgewählten Versuchspflanzen wurden in ihren Gläschen in eigens konstruierten Metallstativen in Gruppen von je acht Stück parallel festgeklemmt. Die Halter besaßen zwei Füße, die eine einfache Verlagerung des ganzen Aggregats um 90° oder um 180° gestatteten (Abb. 1). Zur Registrierung der induzierten Krümmungsreaktion wurden die Pflanzen mit ihren Haltern in etwa 5 mm Abstand vor einem Rahmenstativ aufgestellt, in das

mit einem Handgriff ein Blatt Bromsilberpapier (Labaphot, Langebartels GmbH.) eingespannt werden konnte. In 165 cm Entfernung befand sich eine 100 Watt-Glühbirne, die ein völlig scharfes Schattenbild der Pflanzen auf dem Schirm entwarf. Dieser war von der Lampe her zur Erhöhung der Abbildungsschärfe durch einen langen photographischen Balg vor Streulicht geschützt. Die Lichtintensität am Orte der Pflanzen betrug 35 Lux, die dabei notwendige Belichtungsdauer eine halbe Sekunde. Zur Verfolgung des Reaktionsablaufes genügten Aufnahmen in 30—60 min Abstand. Eine phototropische Beeinflussung trat bei der verhältnismäßig geringen Lichtempfindlichkeit der Versuchspflanzen hierbei niemals auf. Alle Vorbereitungen erfolgten bei schwachem orangem Licht.

Auf den Photogrammen wurden schließlich die Krümmungswerte der einzelnen Pflanzen mit dem Winkelmesser auf halbe Grade genau ausgemessen.

5. *Versuche bei niederer Temperatur*

Wenn bei den Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die geotropische Perzeption Temperaturen unter 20° erforderlich waren, wurden die Versuchspflanzen für die Induktionsperiode in einen elektrischen Kühlschrank eingebracht, dessen empfindlicher Thermoregulator Einstellung und Konstanthaltung von Temperaturen im Bereiche von $+4°$C bis 10°C gestattete. Der Ablauf der Reaktion wurde auch in diesen Versuchen bei Zimmertemperatur in der oben beschriebenen Weise verfolgt.

Vorversuche

A. Die geotropische Reaktion intakter Keimlinge

Da in den Hauptversuchen unserer Analyse stets die Nachwirkungen geotropischer Induktion nach der Rückführung der Pflanzen in die Vertikalstellung zu vergleichen sein werden, sei zunächst geschildert, wie diese Grundreaktion bei intakten Keimlingen nach verschieden langen Expositionszeiten abläuft. In drei Versuchsreihen wurden die Keimlinge 5 min, 10 min bzw. 30 min lang senkrecht zur Medianebene der Kotyledonen horizontal gelegt und danach wieder vertikal gestellt. Die Registrierung der ausgelösten Krümmung wurde von diesem Zeitpunkt an begonnen. Die Versuchstemperatur betrug 20,0—20,2°C, die Luftfeuchtigkeit 35—45%. Zu jeder Serie dienten 39—47 Einzelpflanzen. — In Abb. 2 sind die 3 Krümmungskurven im gleichen Maßstab dargestellt. Dabei fällt zunächst auf, daß die Reaktion in allen Fällen annähernd sinusförmig abläuft. Sie setzt sofort mit einer Bewegung im Sinne einer negativen geotropischen Krümmung ein. Diese Phase erreicht stets etwa $1^1/_2$ Std nach dem Wiederaufrichten der Pflanzen ein scharfes Maximum, dessen Höhe innerhalb des geprüften Bereiches ziemlich genau proportional dem Logarithmus der Reaktionszeit ist. Der lineare Verlauf dieser Beziehung ermöglicht eine graphische Bestimmung des Schwellenwertes der Induktionszeit. Extrapoliert man die Kurve der Reaktionsmaxima gegen die Zeitabszisse, so schneidet sie diese bei log 1,8 min. Interessant ist dabei ferner, daß der Zeitpunkt des Maximums selbst im Falle der 30 min-Induktion nicht merklich früher liegt als nach den beiden kürzeren Expositionszeiten. Wir werden der gleichen Situation, die den Eindruck

erweckt, daß die Bewegungsreaktion durch das Wiederaufrichten des Keimlings synchronisiert wurde, auch noch in anderen Versuchsreihen begegnen. Nach Erreichung des Maximums setzt dann eine Rückbewegung ein, die das Hypokotyl über seine Ausgangslage hinaus nach der Gegenseite krümmt. Diese Reaktionsphase führt 2—$2^1/_2$ Std nach ihrem Beginn zu einem Maximum der „positiven" Ablenkung, nach dessen Erreichung der Keimling schließlich in seine Ausgangsstellung zurückkehrt. — Es lag nahe, das Zustandekommen dieser Rhythmik der Wirkung einer geotropischen Gegeninduktion zuzuschreiben. Zur Entscheidung der Frage wurden in einer Vergleichsserie Keimlinge

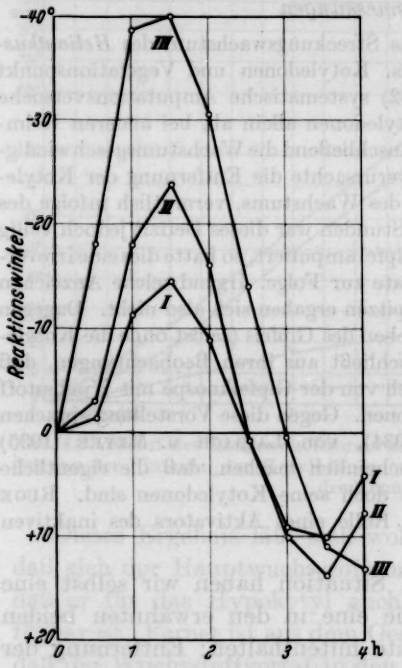
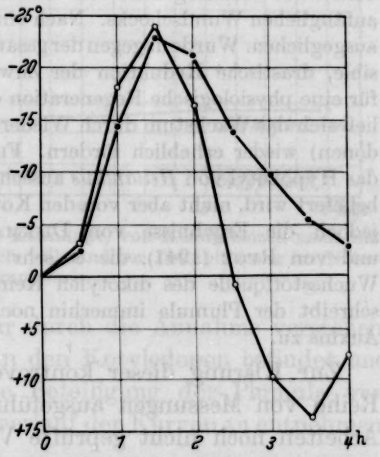


Abb. 2. Verlauf der geotropischen Nachkrümmung intakter Pflanzen nach horizontaler Exposition von 5 min (*I*), 10 min (*II*) bzw. 30 min (*III*) Dauer. Beginn der Beobachtung vom Zeitpunkt der Wiederaufrichtung



Ab. 3. Verlauf der geotropischen Nachkrümmung intakter Pflanzen nach 10 min Horizontalexposition; ○ nach Vertikalstellung, ● auf dem Klinostaten. Abszisse: Zeit in Stunden, Ordinate: Krümmungswinkel

nach 10 min langer Horizontalexposition auf einem elektrischen Klinostaten um ihre Achse rotiert (1 U/min) und ihre Stellung alle 30 min photographisch registriert. Abb. 3 zeigt den Verlauf der so induzierten Nachreaktion und zum Vergleich die Kurve des geotropischen Verhaltens 10 min lang gereizter Pflanzen nach dem Vertikalstellen (Mittel aus 50 bzw. 39 Einzelmessungen). Es ist deutlich zu erkennen, daß beide Kurven bis zur Erreichung des Maximums nach $1^1/_2$ Std fast parallel verlaufen. Dann aber trennen sich die Wege: Während die vertikal gestellten Pflanzen nunmehr zu der oben geschilderten Gegenbewegung übergehen und dabei nach $3^1/_2$ Std ein positives Maximum von 13,8°

erreichen, kehren die rotierten Keimlinge nur allmählich in ihre Ausgangsstellung zurück, ohne sie jedoch zu überschreiten. Dieses Verhalten bestätigt also die Richtigkeit der Vermutung, daß die positive Überkrümmung die Folge einer geotropischen Gegeninduktion ist.

B. Die Reaktion dekapitierter Keimlinge; der Einfluß künstlicher IES-Zufuhr

1. Wachstumsmessungen

Um festzustellen, in welcher Weise das Streckungswachstum des *Helianthus*-Keimlings durch die Organe seines Gipfels, Kotyledonen und Vegetationspunkt beeinflußt wird, hatte bereits Fliry (1932) systematische Amputationsversuche vorgenommen. Sie schnitt einmal die Kotyledonen allein ab, bei anderen Keimlingen den gesamten Gipfel, und ermittelte anschließend die Wachstumsgeschwindigkeit des Hypokotyls. Unerwarteterweise verursachte die Entfernung der Kotyledonen nur vorübergehend eine Hemmung des Wachstums, vermutlich infolge des anfänglichen Wundschocks. Nach einigen Stunden war dieses Defizit jedoch völlig ausgeglichen. Wurde dagegen der gesamte Gipfel amputiert, so hatte dies eine irreversible, drastische Reduktion der Zuwachsrate zur Folge. Irgendwelche Anzeichen für eine physiologische Regeneration der Spitzen ergaben sich also nicht. Dagegen ließ sich das Wachstum durch Wiederaufkleben des Gipfels (selbst ohne die Kotyledonen) wieder erheblich fördern. Fliry schließt aus ihren Beobachtungen, daß das Hypokotyl von *Helianthus* ausschließlich von der Gipfelknospe mit Wuchsstoff beliefert wird, nicht aber von den Kotyledonen. Gegen diese Vorstellung sprachen jedoch die Ergebnisse von Dijkman (1934), von Laibach u. Meyer (1935) und von Ruge (1941), die es sehr wahrscheinlich machen, daß die eigentliche Wuchsstoffquelle des dikotylen Keimlings doch seine Kotyledonen sind. Ruge schreibt der Plumula immerhin noch die Rolle eines Aktivators des inaktiven Auxins zu.

Zur Klärung dieser kontroversen Situation haben wir selbst eine Reihe von Messungen ausgeführt, die eine in den erwähnten beiden Arbeiten noch nicht geprüfte Variante mitenthalten: Entfernung der Plumula bei Erhaltung der Kotyledonen.

Der gesamte Versuch umfaßte demnach 4 Gruppen von Keimlingen (je 40 Stück), die in der oben beschriebenen Weise in einer Lichtkammer herangezogen worden waren. Nach erfolgter Dunkeladaptation wurde nun an jedem Hypokotyl, beginnend von der Ansatzstelle der Kotyledonen, eine Meßstrecke von genau 14 mm durch zwei Punkte (Aktivkohle in Paraffinöl) abgegrenzt. Gruppe 1 blieb intakt. Bei Gruppe 2 wurde die Plumula mit einer feinen Präparierschere zwischen den Kotyledonen herausgeschnitten. Bei Gruppe 3 blieb die Plumula erhalten, dagegen wurden beide Kotyledonen an ihrer Basis entfernt. Gruppe 4 schließlich wurde im Niveau des Kotyledonenansatzes vollständig dekapitiert. — Sämtliche Pflanzen wurden nunmehr in der Dunkelkammer bei 95% relativer Feuchtigkeit und 22—23°C unter Glasstürzen belassen. Nach 6 Std erfolgte die erste Messung, die zweite nach 24 Std und drei weitere in Tagesabständen. Gruppe 3—4 wurden bis zum 6. Tag verfolgt.

Abb. 4 zeigt das Ergebnis. Der Verlauf der vier Zuwachskurven läßt deutlich erkennen, daß das Fehlen der Plumula sich viel weniger auswirkt als die Entfernung der Keimblätter, daß aber völlige Dekapitierung das Wachstum noch stärker herabsetzt als Abschneiden der Kotyledonen allein. Vergleicht man etwa das prozentuale Verhältnis der vier Zuwachsraten während des 4. Tages, so ergeben sich die folgenden Relativwerte (Tabelle 1).

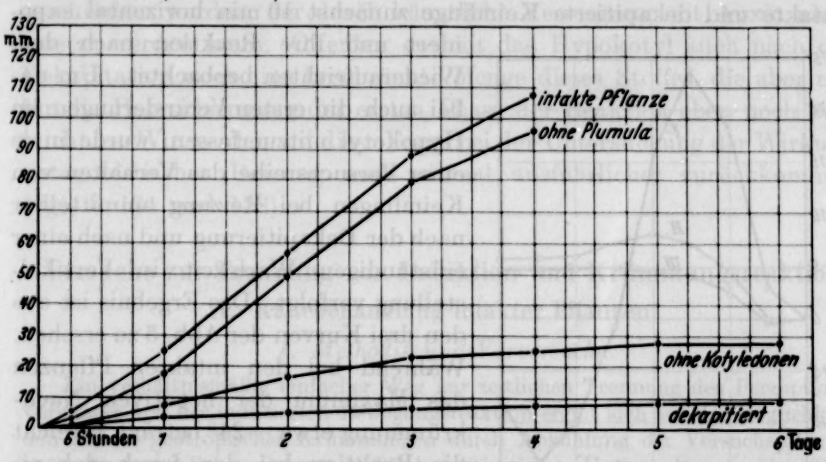


Abb. 4. Verlauf des Längenwachstums intakter Keimlinge, von Keimpflanzen nach Entfernung der Plumula, der Kotyledonen und nach vollständiger Dekapitierung im Niveau des Keimblätteransatzes

Dieses Ergebnis läßt sich wohl nur durch die Annahme verstehen, daß sich der Hauptwuchsstoffvorrat in den Kotyledonen befindet und daß er für das Hypokotyl auch ohne Beteiligung der Plumula verfügbar ist. Ferner ist aus dem Gesamtverlauf der Kurven zu entnehmen, daß der Wuchsstoffvorrat in den Hypokotylen etwa 4 Tage nach der Dekapitation oder der Entfernung der Keimblätter praktisch erschöpft sein dürfte und auch weiterhin nicht mehr regeneriert wird. Daß das Ausklingen des Streckungswachstums nur auf Auxinverlust zurückzuführen ist, geht daraus hervor, daß künstliche Wuchsstoffzufuhr auch nach dem 4. Tag wieder annähernd normales Wachstum in Gang bringt (vgl. S. 117).

Tabelle 1

Keimling intakt	ohne Plumula	ohne Kotyledonen	dekapitiert
100,00	86,53	13,47	4,66

2. Wirkung von Dekapitation und Wuchsstoffzufuhr auf das geotropische Reaktionsvermögen

Ruge (1941) hat, auf älteren Versuchen von Beyer (1932) fußend, bereits in ausführlichen Versuchsreihen an *Helianthus*-Keimlingen gezeigt, wie das geotropische Reaktionsvermögen mit fortschreitender Wuchsstoffverarmung ausklingt.

Nach seinen Kurven zu urteilen (l. c. Abb. 1), wirkt sich die Dekapitation frühestens nach $^1/_2$tägiger Wartezeit hemmend auf die anschließend induzierte Krümmungsbewegung aus, und erst nach einem 5tägigen Intervall ist die Reaktionsfähigkeit praktisch erloschen. Nun hat Ruge das Verhalten seiner Pflanzen nur bei horizontaler Dauerexposition beobachtet. Da er keine Vergleichskurven des Verlaufes der Aufkrümmung intakter Keimlinge bringt, läßt sich schwer ersehen, ob das Reaktionsvermögen nicht schon unmittelbar nach der Dekapitierung beeinflußt ist.

Zur Klärung der Situation haben wir in unseren eigenen Versuchen intakte und dekapitierte Keimlinge zunächst 10 min horizontal exponiert und ihre Reaktion nach dem Wiederaufrichten beobachtet. Um dabei auch die ersten Veränderungen im Hypokotyl mitzuerfassen, wurde in je einer Versuchsreihe das Verhalten von Keimlingen bei Reizung unmittelbar nach der Dekapitierung und nach einer einstündigen Wartezeit in Vertikalstellung verfolgt. Das Ergebnis ist aus den drei Kurven der Abb. 5 zu ersehen. Während bei den intakten Pflanzen das Maximum der negativen Nachkrümmung etwa —24° beträgt, erreicht die Reaktion bei den frisch dekapitierten Hypokotylen nur noch —8,2°. Wird erst 1 Std nach der Operation gereizt, so erscheint das Reaktionsvermögen noch stärker reduziert: der maximale Ausschlag beträgt jetzt —4,9°.

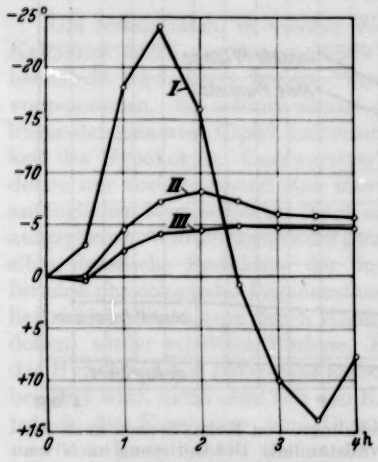


Abb. 5. Geotropische Nachkrümmungen intakter und dekapitierter Keimlinge nach 10 min Horizontalexposition. *I* Pflanzen intakt, *II* Pflanzen unmittelbar nach der Dekapitation exponiert, *III* Pflanzen 1 Std nach der Dekapitation exponiert

Die Entfernung des Gipfels wirkt sich jedoch nicht nur auf das Ausmaß der Bewegung, sondern auch auf ihren Verlauf aus. Während bei den intakten Pflanzen die Reaktion den schon beschriebenen ausgeprägt rhythmischen Gang erkennen läßt, fehlt bei den dekapitierten Hypokotylen die Überkrümmung nach der Gegenseite vollständig. Bei Reizung unmittelbar nach der Operation kommt wenigstens noch ein deutliches Maximum nach 2 Std zustande. Nach einstündiger Wartezeit bleibt dagegen der nach $2^1/_2$ Std erreichte Höchstwert fast unverändert erhalten. Diesen grundsätzlichen Unterschied der Reaktionsform lassen bereits die Versuche Ruges erkennen.

Um zu prüfen, bis zu welchem Grad die Wirkung der Dekapitierung dem dadurch verursachten Wuchsstoffmangel zuzuschreiben ist, wurden in einer Vergleichsserie frisch dekapitierte Hypokotyle vor der geotropischen Induktion durch aufgesetzte Capillarröhrchen mit 10 mg/l IES-Lösung beliefert. Dadurch ließ sich das Reaktionsmaximum von

—8,2° auf —12,7° erhöhen. Ferner fällt aber auch eine wesentlich deutlichere Entwicklung des absteigenden Astes der Krümmungskurve auf. Offenbar wird also durch die Auxinzufuhr auch die Rückbewegung erleichtert: nach 4 Std hat sich das Hypokotyl bereits bis auf 2,9° seiner Ausgangsstellung genähert. Das Fehlen einer positiven Folgereaktion in sämtlichen Versuchen mit dekapitierten Pflanzen muß wohl dem Ausbleiben eines sonst vom Gipfel gelieferten Stoffes zugeschrieben werden, der durch künstliche Versorgung mit Auxin nicht ersetzt werden kann. Offenbar enthält das Hypokotyl auch nach der Dekapitation noch eine beschränkte Menge dieses Stoffes, die aber nur für die Hervorbringung der ersten Phase der Reaktion eben noch ausreicht. — Wir werden auf diese Frage bei der Untersuchung der Wirkung antagonistischer Reizung noch einmal ausführlicher zurückkommen (vgl. S. 134 und 138).

Versuche zur Trennung von Induktion und Krümmungsreaktion

A. Kältebehandlung intakter Pflanzen

1. Methodik und Vorversuche

Ein verhältnismäßig einfacher Weg zur zeitlichen Trennung des Perzeptionsvorganges von der induzierten Bewegungsreaktion ergibt sich aus der Möglichkeit, den Ablauf geotropischer Krümmungen durch Abkühlung der Versuchspflanzen zu verhindern. Schon CZAPEK (1895) hat bei seinen „Untersuchungen über Geotropismus" die Erfahrung gemacht, daß Erniedrigung der Temperatur auf + 2°C die Krümmungsfähigkeit von Lupinenwurzeln und von *Helianthus*-Hypokotylen völlig sistiert, ohne jedoch die Perzeption des Reizes ganz zu verhindern. CZAPEK konnte seine Pflanzen 18 Std lang in Horizontallage im Kühlschrank belassen, ohne irgendwelche Krümmungen zu beobachten. Ließ er sie dann bei Zimmertemperatur auf dem Klinostaten rotieren, so entwickelten sich nach 4 Std schwache Krümmungen im Sinne der vorherigen Induktion.

Wir konnten die Richtigkeit dieser Beobachtung durchaus bestätigen. Durch eine Modifikation der Versuchsanordnung war es ferner möglich, den Effekt in viel eindrucksvollerer und leichter meßbarer Weise darzustellen. Die Versuchspflanzen wurden zuerst stets 1 Std im Kühlschrank bei + 4°C in Vertikalstellung (↑) vorgekühlt und sodann bei der gleichen Temperatur verschieden lang (30 min bis 5 Std) horizontal (→) exponiert. Dabei ließ sich zunächst bestätigen, daß selbst nach 5 Std keine Anzeichen einer geotropischen Aufkrümmung erkennbar werden. Die Pflanzen biegen sich im Gegenteil leicht nach unten, eine Tendenz, die bei noch längerem Verweilen in der Kälte immer stärker wird. Dabei handelt es sich offensichtlich nicht um einen positiv geotropischen Effekt, sondern um die Folge eines leichten Welkens infolge der erschwerten Wasserversorgung in der trockenen Atmosphäre der Kühlkammer (~40% rel. F.). Werden die Keimlinge im Kühlschrank dann wieder aufgerichtet, so geht diese Deformation allmählich

wieder zurück, ohne daß es jedoch zu negativen Überkrümmungen kommt, die als Nachwirkung der geotropischen Induktion gelten könnten:

Tabelle 2. *Temperatur: +4°C, rel. F. 40%, Pflanzen intakt, mittlere Hypokotyllänge 27 mm. + = Krümmung nach unten, bzw. nach der vorherigen Unterseite.* (Mittelwerte aus 55 Einzelmessungen)

Stellung	→		↑		
Zeit	0 Std	5 Std	0 Std	2 Std	3 Std
Krümmung	+3,25°	+6,21°	+3,91°	+2,73°	+2,03°

Völlig anders verhalten sich die Pflanzen, wenn sie nach vorheriger Horizontalexposition bei +4°C in Vertikalstellung wieder auf +20°C erwärmt werden. In diesem Falle entwickelt sich fast unmittelbar nach der Übertragung der Versuchspflanzen in die Wärme eine markante

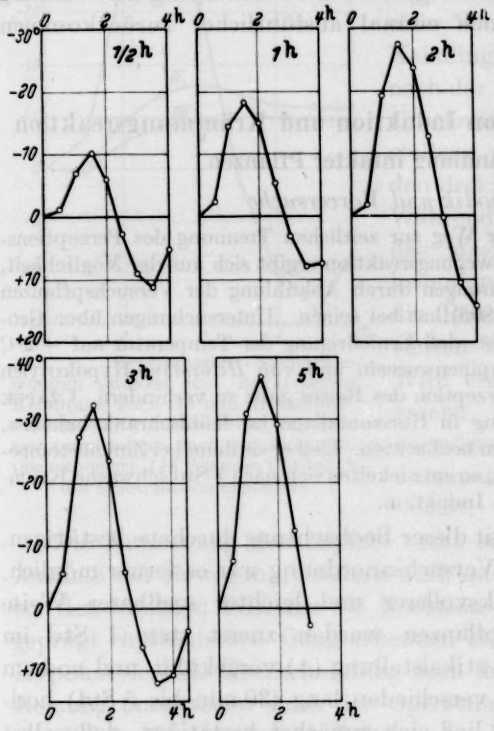


Abb. 6a. Geotropische Nachkrümmung wiederaufgerichteter Pflanzen bei 20°C nach verschieden langer Horizontalexposition bei +4°C (Induktionszeiten: ½ Std, 1 Std, 2 Std, 3 Std und 5 Std)

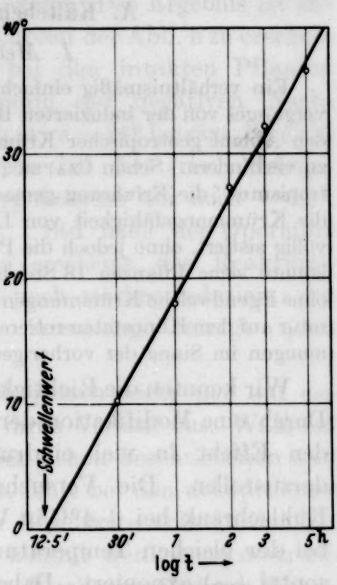


Abb. 6b. Reaktionsmaxima (90 min-Werte) nach Induktion bei +4°C als Funktion des Logarithmus der Induktionszeiten

geotropische Nachkrümmung im Sinne der vorherigen Induktionslage. Der Verlauf der Reaktion folgt wieder einer sinusähnlichen Kurve mit dem Maximum des negativ geotropischen Ausschlags nach genau $1^1/_2$ Std. Die Höhe dieses Maximums wird von der Dauer der vorherigen Induktionsperiode bestimmt (Abb. 6a): sie ist im untersuchten Bereich recht

genau dem Logarithmus der Reizdauer proportional (Abb. 6b). Durch Extrapolierung der Kurve der Maxima gegen die Zeitabszisse läßt sich wieder der Schwellenwert der Induktionszeit ermitteln. Er beträgt bei $+4^0$C 12,5—13,0 min (vgl. Abb. 6b).

Diese Versuche zeigen bereits, daß im horizontal gelegten Organ auch bei niedriger Temperatur Veränderungen ablaufen, die zu seiner transversalen Polarisierung führen. Diese Polarisierung kann jedoch in der Kälte tropistisch nicht „ausgenutzt" werden, da die zur Verwirklichung der Krümmung wesentlichen Sekundärprozesse offenbar viel wärmebedürftiger sind als der Perzeptionsvorgang.

Zur Vervollständigung des Bildes sollte in einer weiteren Meßreihe zunächst noch die Wirkung einer Zwischentemperatur untersucht werden. Die Versuchsanordnung unterschied sich von der in der vorherigen Serie nur dadurch, daß die Induktion diesmal statt bei 4°C bei 10°C vorgenommen wurde. Da diese Temperatur die Krümmungsreaktion nicht mehr völlig sistiert, sondern bloß sehr verlangsamt, konnten nur kürzere Induktionszeiten geprüft werden: 10 min, 20 min und 30 min.

Tabelle 3

	Temperatur		
	4° C	10° C	20° C
Schwellenwert	12,5 min	6,5 min	1,8 min

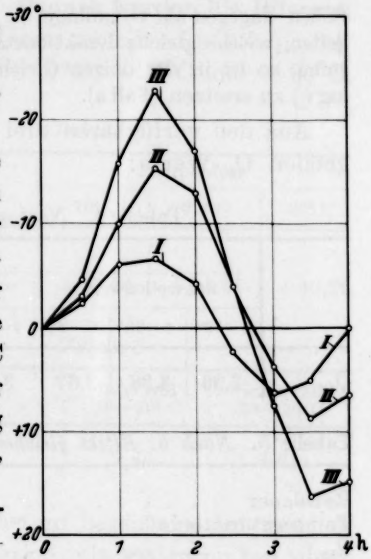


Abb. 7. Verlauf der geotropischen Nachkrümmung wiederaufgerichteter Pflanzen bei 20° C nach 10 min (*I*), 20 min (*II*) und 30 min (*III*) Horizontalexposition bei 10°C

Abb. 7 zeigt den Verlauf der drei Reaktionskurven. Auch hier sind die Krümmungsmaxima wieder dem Logarithmus der Reizdauer annähernd proportional. Die früher beschriebene Extrapolierungsmethode ergibt hier einen Schwellenwert von 5,5 min. — Zur besseren Übersicht seien zum Schluß die für die drei untersuchten Temperaturen ermittelten Schwellenwerte nebeneinandergestellt (Tabelle 3).

2. *Der Temperaturkoeffizient des Induktionsvorganges*

Die im vorigen Abschnitt ermittelten Reaktionsgrößen gestatten es nun, Näherungswerte für den Temperaturkoeffizienten Q_{10} des Induktionsvorganges zu ermitteln, aus dem sich dann bei einiger Vorsicht Schlüsse auf die Natur der verantwortlichen Faktoren ziehen lassen. Die Berechnung kann nach zwei Prinzipien erfolgen:

a) durch einen Vergleich der Induktionszeiten, die bei verschiedenen Temperaturen gleiche Reaktionen hervorrufen, und

b) durch einen Vergleich der verschiedenen Reaktionsgrößen, die durch gleiche Induktionszeiten bei verschiedenen Temperaturen verursacht werden.

Ist das zugrunde liegende Temperaturintervall größer oder kleiner als 10°C, so läßt sich der gesuchte Q_{10}-Wert nach der einfachen Beziehung $\log Q_{10} = \frac{10}{t_2 - t_1} \cdot (\log k_2 - \log k_1)$ berechnen, wobei t_2 und t_1 die verglichenen Temperaturen und k_2 und k_1 die beobachteten Reaktionsgrößen bedeuten (Fall b). Sollen dagegen als Grundlage für die Berechnung die Induktionszeiten (i_2 und i_1) gelten, welche gleiche Reaktionen bei den beiden Temperaturen t_2 und t_1 hervorrufen, so ist in der obigen Gleichung das Glied ($\log k_2 - \log k_1$) durch ($\log i_2 - \log i_1$) zu ersetzen (Fall a).

Aus den verfügbaren drei Versuchsserien ergaben sich nun die folgenden Q_{10}-Werte:

Tabelle 4. *Nach a: Auslösung gleicher Reaktionen*

	Reaktionsgröße								
	Schwellenwert			10,3°			15,3°		
	4–10°	4–20°	10–20°	4–10°	4–20°	10–20°	4–10°	4–20°	10–20°
Q_{10} . .	2,96	3,38	3,67	3,84	3,97	4,06	4,31	3,91	3,77

Tabelle 5. *Nach b: Effekt gleicher Induktionszeiten bei verschiedener Temperatur*

Reizdauer	10 min	30 min
Temperaturintervall	10—20°C	4—10° C
Q_{10}	3,57	3,76

Die gefundenen Q_{10}-Zahlen liegen sämtlich auffallend hoch und sind trotz der verschiedenen Berechnungsweisen für alle drei Temperaturbereiche von der gleichen Größenordnung (Tabelle 6).

Tabelle 6. *Mittelwerte aus allen Berechnungen*

	Temperaturintervall		
	4—10° C	4—20° C	10—20° C
Q_{10} . . .	3,72	3,75	3,77

Aus so hohen Werten kann bei aller gebotenen Vorsicht geschlossen werden, daß die Vorgänge, die den Ablauf der geotropischen Induktion limitieren, im wesentlichen „chemischer" Natur sein müssen (vgl. dazu Stiles 1924, S. 147 und 206; Bělehrádek 1935, S. 49). Dieses Ergebnis kommt einigermaßen unerwartet, da doch anzunehmen war, daß der primäre Effekt der transversalen Schwerkraftwirkung in einer Auslösung oder Beeinflussung von Diffusionsprozessen bestehen müßte. Für eine solche rein physikalische Reaktionsphase wären jedoch Q_{10}-Werte über ~2 sehr unwahrscheinlich. Diese Situation legt die Vermutung nahe, daß bereits am Induktionsvorgang selbst metabolische Abläufe beteiligt sein müssen.

Darüber, welche Rolle ihnen zukommen dürfte, werden sich aus später zu schildernden Versuchen schon einige Schlüsse ziehen lassen.

Zunächst seien aber zur besseren Beurteilung der bisherigen Befunde noch einige Messungen der Q_{10}-Werte des Streckungswachstums unserer Versuchspflanzen mitgeteilt. An Hypokotylen intakter Keimpflanzen des gleichen Entwicklungszustandes, in dem sie zu den geotropischen Versuchen dienten, wurde morgens mit zwei Tuschepunkten eine Meßstrecke von etwa 24 mm Länge markiert. Danach wurden die Pflanzen gruppenweise in mehrere Dunkelthermostaten verteilt, die auf die folgenden Temperaturen eingestellt waren: $+10°C$, $+20°C$ und $+30°C$. Die relative Feuchte betrug in allen Fällen etwa 90%. Nach genau 6 Std wurden die Längen der markierten Strecken wieder ausgemessen (Tabelle 7).

Tabelle 7

	Temperatur		
	10° C	20° C	30° C
Relative Längenzunahme	+13,24	+24,94	+40,26

Aus diesen Zahlen lassen sich die Q_{10}-Werte für die beiden $10°C$-Temperaturintervalle $10°–20°C$ und $20°–30°C$ berechnen (Tabelle 8).

Tabelle 8

	Intervall 10—20° C	Intervall 20—30° C
Q_{10}	1,88	1,61

Die Koeffizienten für das Längenwachstum liegen also beträchtlich niedriger als die der geotropischen Induktion, ein einigermaßen überraschendes Ergebnis. Der Wachstumsvorgang mit seinem erhöhten Materialbedarf wird offensichtlich durch Diffusionsvorgänge bei der Stoffzufuhr begrenzt. Dafür spricht auch der sehr ausgeprägte Abfall der Q_{10}-Werte bei steigender Temperatur und dem sich daraus ergebenden steigenden Stoffverbrauch.

Im folgenden Abschnitt soll nun versucht werden, die aus den hohen Q_{10}-Werten erschlossene wesentliche Beteiligung einer metabolischen Komponente am Perzeptionsvorgang auch noch auf anderem Wege nachzuweisen.

3. Einfluß der Sauerstoffatmung auf den Perzeptionsvorgang

Das einfachste Experiment zur Prüfung dieser Frage besteht in einem Vergleich der Induktionswirkung einer bestimmten Expositionsdauer bei Sauerstoffentzug und in Luft.

Versuche dieser Art sind schon von älteren Autoren ausgeführt worden. So fand Correns (1892) in Fortsetzung älterer Versuche von Wortmann (1884), daß bei möglichst vollkommener Verdrängung des Sauerstoffs durch Wasserstoff das geotropische Reaktionsvermögen etiolierter *Helianthus*-Keimlinge aufgehoben wird. Werden die Pflanzen in O_2-freier Atmosphäre horizontal exponiert

und dann wieder vertikal gestellt, so kommen nach Rückübertragung in normale Luft keine Nachreaktionen zustande. Czapek (1895) beobachtete dagegen, daß Lupinenwurzeln, die selbst nach 24stündiger Horizontallage in H_2-Atmosphäre (bei $+4^0$C!) keinerlei geotropische Krümmungen erkennen ließen, nach Sauerstoffzufuhr und Erwärmung auf Zimmertemperatur am Klinostaten normale Nachreaktionen ausführen. Andererseits konnte Ameijden (1917) mit vollkommener Methodik die Hauptergebnisse von Correns wieder bestätigen. Er untersuchte an Hafer- und Senfkeimlingen die Folge einer geotropischen Exposition in N_2-Atmosphäre bei nachträglicher Rotation der Pflanzen in Luft. Auch das reziproke

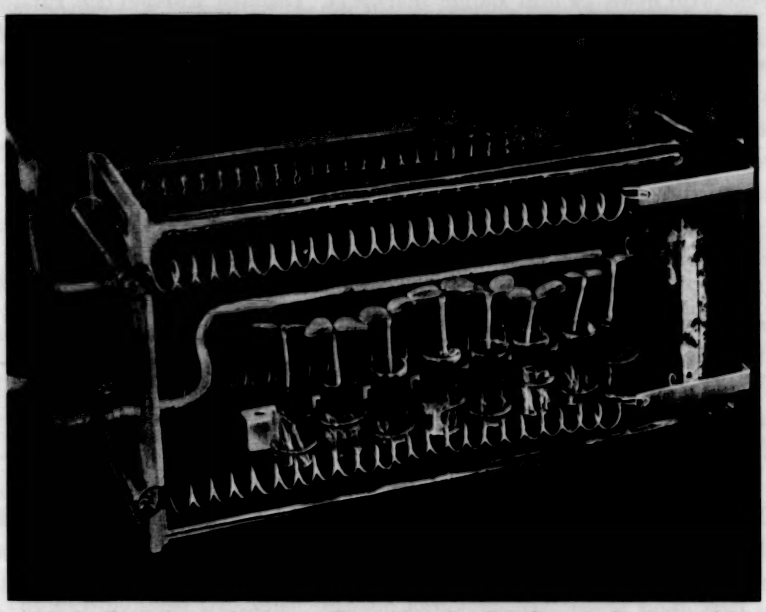


Abb. 8. Versuchsanordnung zur Exposition der Keimlinge in N_2-Atmosphäre

Experiment, Reizung in Luft und Nachbehandlung in Stickstoff wurde ausgeführt. In beiden Fällen blieb eine Nachkrümmung aus. Die Gegenwart von O_2 scheint demnach sowohl für die Perzeption des Reizes, wie auch für den Ablauf der Krümmungsreaktion unentbehrlich zu sein.

Da uns eine Klarstellung der immer noch widerspruchsvollen Frage für die weitere Analyse der primären Induktionsvorgänge sehr wesentlich zu sein schien, wiederholten wir die Versuche Ameijdens in etwas abgeänderter Form, die einen besseren Vergleich mit unseren bisherigen Ergebnissen gestattete.

Die dunkeladaptierten Pflanzen wurden mit ihrem Stativ zunächst in Vertikalstellung in einen verschließbaren cuvettenartigen Rezipienten eingebracht, der mit reinstem Stickstoffgas durchströmt wurde (Abb. 8). Nach einer Ausgleichszeit von 2 Std wurden die Behälter mit den in ihnen fixierten Pflanzen um 90^0 gekippt, so daß die Keimlinge nunmehr horizontal lagen. In dieser Stellung verblieben sie bei fortgesetzter Durchströmung 30 min. Schließlich wurden die Gefäße wieder aufgerichtet und die Pflanzenstative mit den nunmehr vertikal-

stehenden Keimlingen in Zimmerluft übertragen. Von diesem Zeitpunkt an wurde das Verhalten der Pflanzen in 30 min-Intervallen photographisch registriert. Zum Vergleich diente eine Versuchsreihe bei gleich langer Induktionszeit (30 min) in Luft. Die Temperatur und relative Feuchte wurden in beiden Serien möglichst gleich gehalten: Temperatur = 20,0—20,2°C; rel. F. = 44—45%.

Wie aus Abb. 9 zu ersehen ist, wird durch den Sauerstoffmangel die Perzeption des 30 min langen Schwereireizes fast vollkommen verhindert. Das Reaktionsmaximum beträgt nur —3,4° ± 5,4, gegenüber einem Ausschlag von —40,2°C ± 1,7 bei den Kontrollen (Mittelwert aus 40 bzw. 47 Einzelmessungen). — Um zu entscheiden, ob die Inhibierung der Krümmungsreaktion im ersten Fall auf eine Blockierung des Perzeptionsvorganges zurückzuführen ist oder auf eine nachwirkende Hemmung des Wachstums durch die Asphyxie im Keimlingsgewebe, wurde die folgende Vergleichsreihe angesetzt: Die Versuchspflanzen wurden diesmal $2^1/_2$ Std lang in Vertikalstellung mit N_2 vorbehandelt, sodann in Luft 30 min induziert und schließlich wieder in die Vertikalstellung zurückgebracht. Dann wurde verglichen, ob die nunmehr einsetzende Nachreaktion sich von der der unbehandelten Keimlinge unterscheidet. In einer weiteren Serie wurde schließlich zwischen Stickstoffvorbehandlung und Induktion 1 Std Adaptationszeit in Luft eingeschaltet, um eine Vorstellung vom Zeitbedarf der Regeneration des Krümmungsvermögens zu gewinnen. In Abb. 10 sind die Reaktionskurven der drei Versuchsgruppen nebeneinandergestellt. Es zeigt sich, daß schon unmittelbar nach Wiederherstellung aerober Bedingungen die Induktionsfähigkeit wieder erwacht. Das Krümmungsmaximum tritt allerdings $^1/_2$ Std später auf als bei

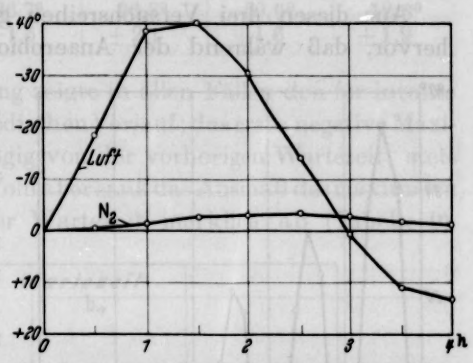


Abb. 9. Geotropische Nachkrümmung der wiederaufgerichteten Pflanzen in Luft, nach 30 min Horizontalexposition in Luft bzw. in Stickstoff; Temp. = 20° C

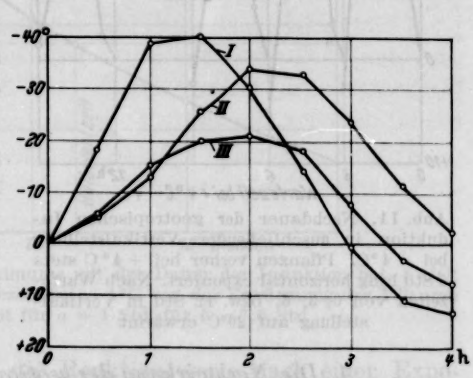


Abb. 10. Geotropische Nachkrümmungen der wiederaufgerichteten Pflanzen in Luft. *I* 30 min → in Luft ohne Vorbehandlung. *II* $2^1/_2$ Std ↑ in N_2, dann 1 Std ↑ in Luft, schließlich 30 min → in Luft. *III* $2^1/_2$ Std ↑ in N_2, dann 30 min → in Luft

den nichtvorbehandelten Pflanzen und erreicht mit $-21{,}1^0 \pm 1{,}0$ nur 52,5% des Wertes der Kontrollen. Erfolgt die Induktion erst nach einer einstündigen Adaptationszeit, so bleibt die Verspätung des Reaktionsgipfels zwar noch erhalten, sein Wert erreicht jetzt jedoch mit $-33{,}9^0 \pm 0{,}5$ schon 84,5% des Normaleffekts.

Aus diesen drei Versuchsreihen geht nun mit einiger Sicherheit hervor, daß während der Anaerobiose nicht nur das Krümmungsvermögen aufgehoben ist, sondern auch die Induktionsfähigkeit, denn bei den Versuchen mit Horizontal-Exposition in Stickstoffgas begann die Luftzufuhr ja bereits unmittelbar nach dem Wiederaufrichten der Pflanzen, so daß diese bis zum Ende der Beobachtungszeit wieder 4 Std lang mit Sauerstoff in Kontakt waren. Das Ausbleiben der Krümmungsreaktion läßt sich in diesem Falle nur so erklären, daß das anfängliche Fehlen von Sauerstoff den Perzeptionsvorgang verhindert hat. Wenn demnach oxydative Prozesse bereits in der Induktionsphase beteiligt sind, wird nunmehr auch ihr auffällig hoher Q_{10}-Wert verständlich.

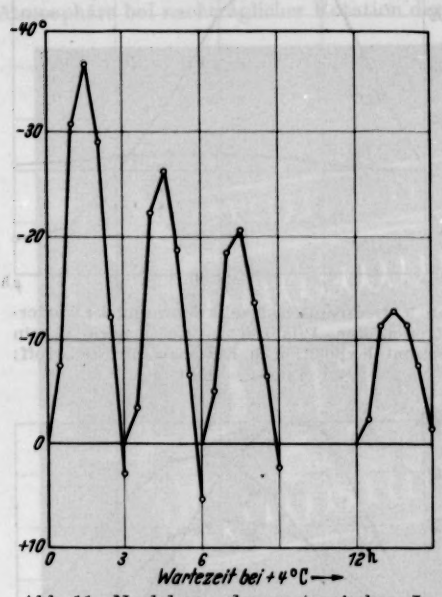


Abb. 11. Nachdauer der geotropischen Induktion in anschließender Vertikalstellung bei +4°C. Pflanzen vorher bei +4° C stets 5 Std lang horizontal exponiert. Nach Wartezeiten von 0, 3, 6, bzw. 12 Std in Vertikalstellung auf 20°C erwärmt

4. Die Nachwirkung der geotropischen Induktion in der Kälte

Nachdem die Möglichkeit der Trennung von Perzeption und Krümmungsreaktion durch Abkühlen der Versuchspflanzen erwiesen war, konnte geprüft werden, wie lange der induzierte Reiz bei Verhinderung seiner Auswirkung noch nachklingt. Zu diesem Zweck wurden die Keimlinge zunächst wieder 1 Std bei +4°C vorgekühlt, sodann 5 Std lang bei +4°C horizontal exponiert, anschließend jedoch bei der gleichen niederen Temperatur verschieden lange Zeiten (0—12 Std) in Vertikalstellung belassen. Schließlich wurden die Versuchspflanzen in der gleichen Stellung wieder auf Zimmertemperatur (19,9—20,7°C) gebracht. Die bisher völlig gerade gebliebenen Keimlinge begannen nun unmittelbar nach der Erwärmung im Sinne der vorhergegangenen Induktion zu reagieren, und zwar selbst noch nach 12stündiger Wartezeit bei

Tabelle 9
(Mittelwerte aus je 29—31 Einzelmessungen)

	Wartezeit bei 4° C			
	0 Std	3 Std	6 Std	12 Std
Reaktionsmaximum bei 20°C.	36,7°	26,3°	20,6°	12,8°
F_m:	±1,5	±2,1	±1,6	±1,9

+4°C. Die Krümmungsbewegung zeigte in allen Fällen den für intakte Pflanzen charakteristischen periodischen Verlauf; das erste negative Maximum wurde auch hier, unabhängig von der vorherigen Wartezeit, stets nach $1^1/_2$ Std erreicht (Abb. 11). Wohl aber sank das Ausmaß des maximalen Ausschlages mit der Länge der Wartezeit merklich ab (Tabelle 9).

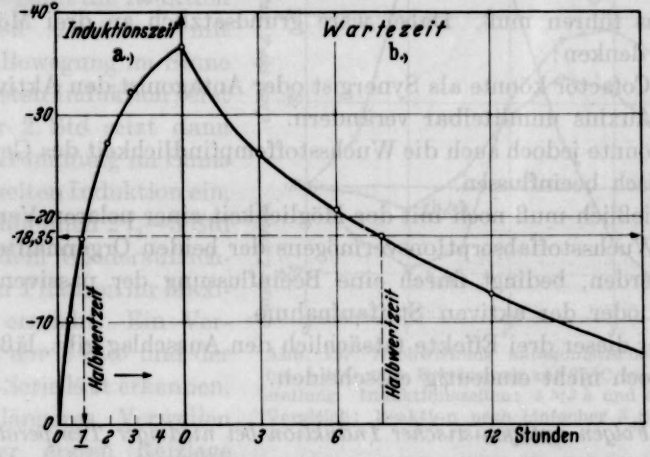


Abb. 12. (*a*) Anstieg des Reaktionsmaximums mit der Dauer der Induktion bei +4°C; (*b*) sein Abfall mit der Länge der Wartezeit bei +4°C vor der Erwärmung der Pflanzen auf 20°C. Halbwertszeit für a = 1 Std, für b = 7,6 Std

Graphisch dargestellt fallen die Reaktionswerte nach einer Exponentialkurve gegen die Zeitabszisse ab (Abb. 12). Durch Extrapolierung läßt sich der ungefähre Zeitpunkt ermitteln, von dem an die „Erinnerung" an den vorherigen Reiz völlig erloschen sein dürfte: ~26 Std. Dieses interessante Verhalten läßt sich wohl nur so interpretieren, daß die durch die Schwerkraft induzierte Polarisation erheblich schneller abläuft als der Depolarisationsvorgang nach Rückführung der Pflanzen in die Vertikalstellung (Abb. 12). Wählen wir als Maß der Geschwindigkeit der beiden Vorgänge die leicht bestimmbare Halbwertszeit des Reaktionsmaximums (—36,7°) auf dem aufsteigenden und dem abfallenden Ast der Kurve, so ergibt sich die Induktionszeit für den halben Winkelausschlag (—18,35°) mit etwa 1 Std; die Wartezeit, die nötig ist, um die maximale Reaktion auf den halben Wert zu erniedrigen,

beträgt dagegen ungefähr 7,6 Std. Es wäre daran zu denken, daß während der geotropischen Primärinduktion zunächst ein diffusibler Stoff im Gravitationsfeld verhältnismäßig rasch physikalisch verlagert wird. Es folgt dann eine metabolische Bindung dieses Stoffes an den Orten seiner Akkumulierung. Dies ist vermutlich der sauerstoffbedürftige Teil des Induktionsvorganges, der dessen hohen Q_{10}-Wert bedingt. Beim Wiederaufrichten des Organs scheint sich diese Bindung allmählich wieder zu lösen, jedoch sehr viel langsamer als sie zustande gekommen ist. Es sei schon jetzt betont, daß der verlagerbare Stoff keineswegs mit dem Wuchsstoff selbst identisch sein dürfte. Wie in einem späteren Kapitel gezeigt werden wird, handelt es sich dabei sehr wahrscheinlich um einen Cofactor des Auxins, dessen asymmetrische Verteilung auch bei gleichmäßiger Wuchsstoffzufuhr zu einer einseitigen Förderung des Wachstums führen muß. Dabei wäre grundsätzlich an drei Möglichkeiten zu denken:

1. Der Cofactor könnte als Synergist oder Antagonist den Aktivitätsgrad des Auxins unmittelbar verändern.

2. Er könnte jedoch auch die Wuchsstoffempfindlichkeit des Gewebes asymmetrisch beeinflussen.

3. Schließlich muß noch mit der Möglichkeit einer polaren Veränderung des Wuchsstoffabsorptionsvermögens der beiden Organhälften gerechnet werden, bedingt durch eine Beeinflussung der passiven Permeabilität oder der aktiven Stoffaufnahme.

Welcher dieser drei Effekte tatsächlich den Ausschlag gibt, läßt sich zur Zeit noch nicht eindeutig entscheiden.

5. Die Folgen antagonistischer Induktion bei niedriger Temperatur

Das Phänomen der Nachwirkung geotropischer Induktion tritt auch dann sehr auffällig in Erscheinung, wenn man die abgekühlten Versuchspflanzen nacheinander in gegensinnige Reizlage bringt und anschließend wieder aufrichtet und erwärmt. Es zeigt sich dann, daß die nunmehr in Gang kommende Krümmungsbewegung in Richtung und Ausmaß nicht etwa von der Differenz der beiden vorherigen Induktionen bestimmt wird, sondern zuerst im Sinne der ersten und anschließend in dem der zweiten Reizlage abläuft. Zur Veranschaulichung dieses Effektes seien zunächst drei Versuche beschrieben, die den Einfluß der Dauer der aufeinanderfolgenden beiden Induktionslagen zeigen. In der ersten Serie wurden die auf $+4^{\circ}$C abgekühlten Pflanzen zuerst 3 Std horizontal gelegt und dann um 180° um ihre Längsachse gedreht. In dieser gegensinnigen Horizontallage verblieben die Keimlinge weitere 3 Std. Schließlich wurden sie vertikal gestellt und so auf Zimmertemperatur erwärmt (20°C). In der zweiten Serie verblieben die abgekühlten Pflanzen 5 Std in der ersten und dann wiederum 3 Std in der

zweiten Horizontallage. Als Kontrolle diente schließlich eine dritte Meßreihe, in der die Keimlinge nach einer einfachen 3stündigen Induktion unmittelbar vertikal gestellt und auf 20°C erwärmt wurden. In Abb. 13 sind die resultierenden 3 Reaktionen nebeneinander dargestellt. Nach einfacher Induktion entwickelt sich die schon früher beschriebene sinusförmige Bewegung, die nach $1^1/_2$ Std ihren Höhepunkt (—32,2°) im Sinne der vorherigen Reizlage erreicht. Die unmittelbar anschließende Gegenreaktion führt nach weiteren 2 Std zu einem schwächeren Gegenmaximum (+ 12,1°). Nach antagonistischer Induktion beginnt die Reaktion dagegen zunächst mit einer Bewegung im Sinne der ersten Induktion; erst in der 2. Std setzt dann eine Krümmung im Sinne der zweiten Induktion ein, die schließlich $2^1/_2$—3 Std nach dem Wiederaufrichten der Pflanzen ihr Maximum erreicht. Ein Vergleich der 3 Std- und der 5 Std-Serie läßt erkennen, daß längeres Verweilen in der ersten Reizlage sich in einer deutlichen Verstärkung der ihr entsprechenden Bewegungsphase auswirkt. Aber auch der folgende Ausschlag im Sinne der zweiten Induktion erscheint hier verstärkt (Tabelle 10).

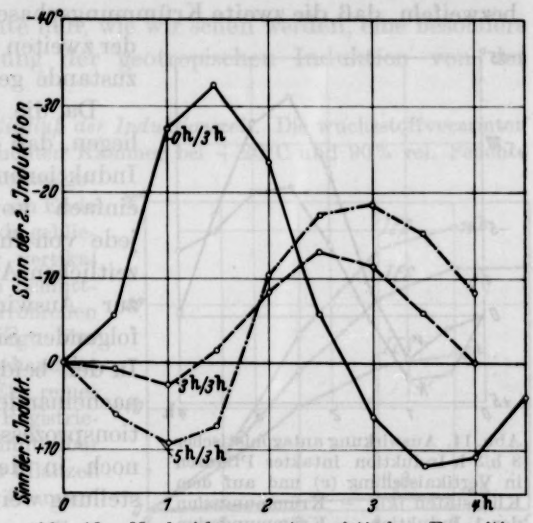


Abb. 13. Nachwirkung antagonistischer Exposition bei + 4°C nach Erwärmung auf 20°C in der Vertikalstellung. Induktionszeiten: *3 h/3 h* und *5 h/3 h*. Zum Vergleich: Reaktion nach einfacher 3 Std-Induktion (*0 h/3 h*)

Dieser letztere Effekt dürfte wohl auf die zusätzliche geotropische Induktion zurückzuführen sein, die der Keimling in der ersten Krümmungslage erfährt. — Daß aber die gesamte Krümmung in der Richtung der zweiten Induktion keineswegs nur eine Nachwirkung der ersten Ablenkung ist, läßt sich leicht durch einen Klinostatenversuch nachweisen: Zu diesem Zweck wurden die Keimlinge zunächst genau wie in der soeben besprochenen 3 h/3 h-Serie vorbereitet. Nach beendeter Doppelinduktion bei + 4°C wurden die Pflanzen in horizontaler Lage auf einen elektrischen Klinostaten montiert und bei

Tabelle 10

Induktionsfolge	Maxima im Sinne der	
	1. Induktion	2. Induktion
0 h/3 h	—	$32{,}2^0 \pm 1{,}7$
3 h/3 h	$2{,}5^0 \pm 0{,}9$	$12{,}8^0 \pm 3{,}5$
5 h/3 h	$9{,}5^0 \pm 1{,}6$	$18{,}4^0 \pm 1{,}5$

+20°C mit 1 U/min rotiert; dabei wurde ihre Stellung wieder alle halbe Stunden photographisch registriert. Abb. 14 zeigt nebeneinander den Reaktionsverlauf dieser Versuchspflanzen auf dem Klinostaten und von vertikalgestellten Kontrollen. Die verhältnismäßig schnelle Rotation hat also die Entwicklung der zweiten Krümmungsphase keineswegs verhindert, wie dies in den früher dargestellten Versuchen (vgl. Abb. 3) bei einfacher Induktion der Fall war. Es läßt sich demnach kaum bezweifeln, daß die zweite Krümmungsphase tatsächlich als eine Folge der zweiten geotropischen Vorinduktion zustande gekommen ist.

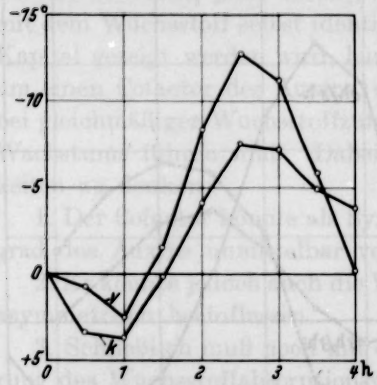


Abb. 14. Auswirkung antagonistischer 3 h/3 h-Induktion intakter Pflanzen in Vertikalstellung (v) und auf dem Klinostaten (k). + Krümmungssinn der 1. Induktion, — Krümmungssinn der 2. Induktion

Da die Dinge nun tatsächlich so liegen, daß die beiden antagonistischen Induktionen sich im Hypokotyl nicht einfach kompensieren, sondern daß jede von ihnen in der entsprechenden zeitlichen Aufeinanderfolge selbständig zur Auswirkung kommt, muß mit folgender Situation gerechnet werden: In den beiden Horizontallagen werden nacheinander gegensinnige Polarisationsprozesse ausgelöst, die sich auch noch in der nachfolgenden Vertikalstellung weiterentwickeln. Es ist dabei vor allem an die Verlagerung und allmähliche Bindung des schon früher postulierten Auxin-Cofactors zu denken. Nun ist in den beschriebenen Versuchen weiterhin damit zu rechnen, daß in der ersten Reizlage nicht die Gesamtmenge des verfügbaren Cofactors einseitig gebunden wird. Ein Teil muß noch diffusibel bleiben — auch eine Nachlieferung aus der Gipfelzone wäre denkbar — und kann dann in der inversen Horizontalstellung nach der Gegenseite verlagert und dort gebunden werden. Nach dieser Vorstellung erklärt sich die Aufeinanderfolge zweier antagonistischer Krümmungsbewegungen also dadurch, daß die Polarisationsvorgänge in beiden Flanken *nacheinander* ausgelöst werden und bis zu ihrem Wirksamwerden eine bestimmte Zeit benötigen.

B. Das geotropische Verhalten dekapitierter Keimlinge

a) Versuche mit IES-Zufuhr. Wie bereits in der Einleitung erwähnt, verlieren dekapitierte *Helianthus*-Keimpflanzen nach mehrtägigem Aufenthalt im Dunklen ihr geotropisches Reaktionsvermögen praktisch vollkommen. Da künstliche Zufuhr von Auxinlösung die Krümmungsfähigkeit wiederherstellt, muß der inaktive Zustand durch eine weitgehende Verarmung des Organs an Wuchsstoff bewirkt worden sein.

Tabelle 11

(Mittelwerte aus je 48 Einzelmessungen; T = 20,8°C, rel. F. = 33%)

	Zeit nach dem Wiederaufrichten				
	0 Std	1 Std	2 Std	3 Std	4 Std
H_2O-Reihe .	0,0°	−0,3°	− 0,8°	− 1,1°	− 1,2° ± 0,1
IES-Reihe .	0,0°	−5,3°	−17,2°	−25,4°	−27,4° ± 2,1

Dieses Verhalten ermöglichte nun, wie wir sehen werden, eine besonders leicht definierbare Trennung der geotropischen Induktion von der Krümmungsreaktion.

α) *Das Grundphänomen; Einfluß der Induktionszeit.* Die wuchsstoffverarmten Hypokotyle wurden in der feuchten Kammer bei +20°C und 90% rel. Feuchte verschieden lange Zeiten horizontal gelegt. Diejenigen Pflanzen, die am Ende der Expositionszeit völlig gerade geblieben waren, wurden nunmehr vertikal gestellt und von der apikalen Schnittfläche her durch ein Capillarröhrchen mit 10 mg/l-IES-Lösung versorgt. Zur Kontrolle dienten ebenso vorbehandelte Hypokotyle, denen statt IES reines Wasser zugeführt wurde. Die Registrierung begann in allen Fällen unmittelbar nach dem Wiederaufrichten der Pflanzen und erfolgte in der Regel in Stundenintervallen.

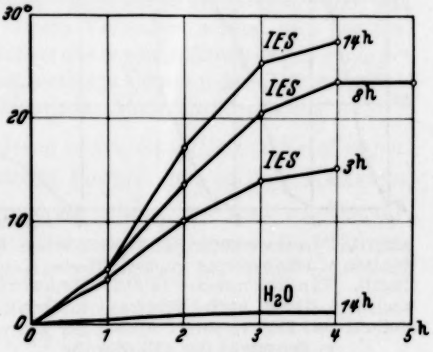


Abb. 15. Dekapitierte wuchsstofffreie Keimlinge 3 Std, 8 Std bzw. 14 Std horizontal exponiert; dann in die Vertikalstellung zurückgebracht und mit 10 mg/l *IES* bzw. mit H_2O versetzt. Verlauf der Nachkrümmungen während 4—5 Std

Zur Demonstration des Grundphänomens sei zunächst der Reaktionsverlauf in einer solchen Parallelreihe nach 14stündiger Induktion dargestellt (Tabelle 11).

Es zeigt sich also, daß auch ein wuchsstofffreies Organ geotropisch induzierbar ist. Der Effekt wird jedoch erst sichtbar, nachdem die Stümpfe IES-Lösung zugeführt erhalten haben. Bei den Wasserkontrollen bleibt die Krümmung demnach praktisch aus. Ferner fällt auf, daß die Kurve der Reaktion hier grundsätzlich anders verläuft als bei intakten Pflanzen. Der dort stets nach $1^1/_2$ Std zu beobachtende Gipfel fehlt bei den dekapitierten Pflanzen völlig, und ebenso auch jede Gegenbewegung nach der positiven Seite. Die Krümmung entwickelt sich nach einer gleichmäßigen Exponentialkurve und erreicht nach 4—5 Std einen fast konstant bleibenden Endwert. Abb. 15 zeigt den Einfluß der Induktionsdauer auf den Effekt. Zum Vergleich ist auch das Verhalten der auxinfreien Kontrollen bei 14stündiger Induktion mit dargestellt. Legt man dem Vergleich die 4 Std-Werte zugrunde, die dem Krümmungsmaximum schon sehr nahekommen, so läßt sich, wie schon

in den vorherigen Versuchen, wieder eine annähernde Proportionalität zwischen Reaktionswinkel und Logarithmus der Induktionsdauer erkennen. Durch Extrapolieren der fast linearen Kurve dieser Funktion läßt sich auch hier die Größenordnung des Schwellenwertes der Induktionszeit ermitteln: er liegt diesmal bei 26 min, also 14—15mal so hoch wie bei intakten Keimlingen von gleicher Temperatur (vgl. S. 125).

β) Nachwirkung der geotropischen Induktion in wuchsstofffreien Keimlingen. Das im vorigen Abschnitt beschriebene Versuchsprinzip gestattet nun auch eine Prüfung unserer Voraussetzung, daß beim primären Polarisationsvorgang im Schwerefeld nicht der Wuchsstoff selbst, sondern ein Cofactor des Auxins verlagert wird, der in der unteren Organhälfte lang nachwirkende Veränderungen hervorruft. Die geotropische Induzierbarkeit wuchsstofffreier Hypokotyle ermöglichte es zunächst wieder, die Zeitdauer des Abklingens der Polarisierung zu ermitteln. $3^1/_2$ Tage vor dem Versuch dekapitierte Keimlinge wurden zunächst 4 Std lang bei 20—21°C horizontal gelegt. Etwa 75% der Versuchspflanzen waren dann noch völlig gerade geblieben. Diese wurden sodann wieder vertikal gestellt und 3—12 Std in der feuchten Kammer aufbewahrt. Nach Ablauf der Wartezeit wurde schließlich jedem Hypokotylstumpf ein mit 10 mg/l-IES-Lösung gefülltes Capillarröhrchen aufgesetzt und die dadurch ausgelöste Krümmungsreaktion registriert. In Abb. 16 sind die Kurven der beobachteten Effekte nebeneinander dargestellt. Auch in den auxinfreien Hypokotylen wirkt also die geotropische Polarisierung selbst in der folgenden Vertikalstellung noch viele Stunden nach. Das Ausklingen erfolgt hier allerdings wesentlich schneller als in den nichtdekapitierten Pflanzen der Kälteversuche (Tabelle 12).

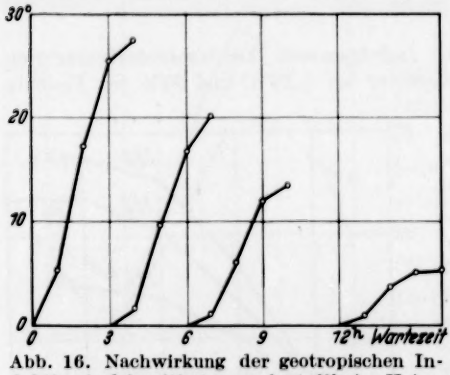


Abb. 16. Nachwirkung der geotropischen Induktion in dekapitierten wuchsstofffreien Keimlingen. Expositionsdauer 14 Std. Hypokotyle nach 0, 3, 6 bzw. 12 Std Wartezeit in Vertikalstellung mit IES versorgt. Anfang der Kurven = Zeitpunkt der IES-Zugabe

Während bei den intakten Keimlingen der Krümmungseffekt selbst nach 12stündiger Wartezeit noch 35% des Ausgangswertes ausmacht, ist er bei den dekapitierten Hypokotylen dann bereits auf 19,3% abgesunken. Die „Halbwertszeiten" betragen hier 2,6 Std für die primäre Induktion eines Krümmungswinkels von 27,4:2 = 13,7°, und 5,8 Std für das Abklingen der ursprünglich induzierten Reaktion von 27,4° auf 13,7°.

Die hier geschilderten Nachwirkungserscheinungen erinnern einigermaßen an ein vergleichbares Phänomen, das Webster u. Schrank (1953) und Schrank

Tabelle 12. *(Mittelwerte aus je 32—48 Einzelmessungen)*

	Wartezeit vor der IES-Zufuhr			
	0 Std	3 Std	6 Std	12 Std
Reaktionswinkel nach 4 Std	—27,4°	—20,1°	—13,4°	—5,3°
F_m	±2,1	±2,4	±2,1	±1,5

(1957) am galvanotropischen Verhalten dekapitierter Haferkoleoptilen beobachten konnte. Wurden diese 5 mm unterhalb ihrer apikalen Schnittwunde 2 min lang mit 20 μA Gleichstrom transversal durchströmt, so traten in den zunächst noch wuchsstofffreien Organen keine galvanotropischen Krümmungen auf. Erst wenn nach etwa 2 Std die Regeneration einer „physiologischen Spitze" einsetzte, kam es zu schwächeren Nachkrümmungen nach der Seite, die vorher mit dem positiven Pol in Kontakt gestanden hatte. Viel kräftigere Krümmungen ließen sich aber auch schon vor der Regeneration der Spitze durch künstliche Auxinzufuhr von der Schnittfläche her auslösen. Auch in diesen Versuchen scheint also der tropistische Reiz durch Verlagerung eines Cofactors das wuchsstofffreie Organ zunächst physiologisch zu polarisieren. Die Krümmungsreaktion kommt jedoch, wie in unseren Versuchen, erst in Gang, sobald dem Organ wieder Auxin zur Verfügung steht.

γ) Wirkung antagonistischer Induktion in wuchsstofffreien Keimlingen. Nach unseren Erfahrungen mit intakten Keimlingen in den Kälteversuchen war es von besonderem Interesse zu prüfen, wie sich wuchsstofffreie Hypokotyle nach antagonistischer Reizung verhalten. Die Pflanzen wurden wie in den soeben besprochenen Versuchen $3^1/_2$ Tage vor ihrer Verwendung dekapitiert. Geprüft wurden die folgenden Zeitkombinationen: 3 h/3 h, 5 h/5 h, 8 h/8 h, und 14 h/14 h.

Nach Beendigung der zweiten Reizung wurden die Hypokotyle wieder aufgerichtet und mit IES versorgt. Die Temperatur betrug während der ganzen Versuchszeit 19,9—20,6°C, die rel. Feuchte 30—37%. Jede der vier Versuchsreihen umfaßte Messungen an 33—56 Einzelpflanzen.

Die Ergebnisse sind in Abb. 17 dargestellt. Zur besseren Vergleichbarkeit ist neben den Reaktionskurven bei Doppelinduktion stets auch der Effekt der entsprechenden einfachen Induktion mit eingetragen.

Sämtliche Kurven zeigen, daß dekapitierte Hypokotyle auf antagonistische Reizung grundsätzlich anders reagieren als intakte Pflanzen nach Induktion in der Kälte. Hier fehlt die selbständige Auswirkung der beiden Induktionen vollkommen, die bei den früher beschriebenen Versuchen in einer zeitlichen Aufeinanderfolge zweier gegensinniger Krümmungsbewegungen zum Ausdruck kam. Stattdessen scheinen jetzt die beiden Reize miteinander tatsächlich so zu interferieren, wie dies auf Grund einer größeren Reversibilität der einzelnen Induktionen zu erwarten war. Wir sehen zunächst, daß alle Reaktionen einphasig verlaufen und ferner, daß ihre Richtung von der Länge der beiden Präsentationszeiten abhängt. Sind diese verhältnismäßig kurz (3 h/3 h!), so dominiert noch die Wirkung der ersten Reizlage. Bei mittleren Zeiten

(5 h/5 h) scheinen sich die beiden Induktionen praktisch zu kompensieren, und bei noch längerer Dauer der einzelnen Reize überwiegt der Effekt der zweiten Stellung in zunehmendem Maß (8 h/8 h und 14 h/14 h). Dieses Verhalten läßt sich offenbar einfacher interpretieren als das der intakten Keimlinge. Der wesentliche Unterschied dürfte darauf beruhen, daß beim Fehlen des Gipfels die Nachlieferung des Cofactors ausbleibt und daher für die Reaktion nur eine gegebene geringe Menge des Agens zur Verfügung steht. In der ersten Reizlage scheint daher der gesamte Vorrat einseitig gebunden zu werden. Verbleibt das Organ in der folgenden Inverslage nur verhältnismäßig kurze Zeit (3 Std), so kann der während der ersten Horizontalstellung festgelegte Cofactor noch nicht wieder freigesetzt werden. Für die Gegenflanke ist also noch kein Anteil verfügbar, es kann sich daher nach Auxinzufuhr nur die Reaktion im Sinne der ersten Induktion entwickeln. Bei längerem Verweilen in der zweiten Reizlage scheint dagegen der anfangs noch im Sinne der ersten Induktion einseitig gebundene Cofactor allmählich in hinreichender Menge wieder freigegeben zu werden und sich über den Organquerschnitt zu verteilen. Dies muß zunächst zu einer Aufhebung der Polarisierung führen: die beiden Reizlagen kompensieren einander, eine Situation, die bei der Zeitkombination 5 h/5 h annähernd realisiert zu sein scheint. Eine noch längere Ausdehnung des Aufenthaltes in der zweiten Horizontalstellung führt dann schließlich zu einer allmählichen Akkumulierung des Cofactors in der Gegenflanke, das Organ reagiert nach Auxinzufuhr nunmehr ausschließlich und in steigendem Maß in der Richtung der zweiten Induktion (8 h/8 h und 14 h/14 h). Die Tatsache, daß selbst dann die Krümmungsreaktion diejenige bei einfacher

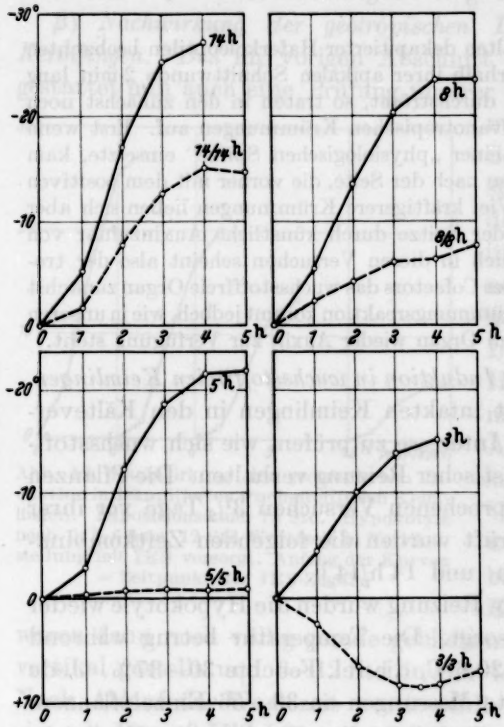


Abb. 17. Auswirkung antagonistischer Induktion in dekapitierten Keimlingen nach Auxinzufuhr in der nachfolgenden Vertikalstellung. + Reaktionen im Sinne der ersten Induktion, — im Sinne der zweiten Induktion. Jedes Diagramm zeigt zum Vergleich auch die Reaktion bei einfacher Induktion von der betreffenden Dauer

14 Std-Reizung noch keineswegs erreicht, erklärt sich wohl dadurch, daß ein Teil der Cofactormenge auf dem langen Transportweg zurückbleibt.

Andeutungen in der Richtung der hier geschilderten Beobachtungen finden sich bereits in den früher erwähntenArbeiten von BOTJES (1938) und DE WIT (1957). BOTJES beließ wuchsstoffverarmte Tomatenpflanzen zunächst 24 Std lang in einer Horizontallage und drehte sie dann 90° um ihre Achse. Bei nachheriger Auxingabe erfolgte meist eine Krümmung im Sinne der ersten Induktion, also in der jetzigen Horizontalebene. — DE WIT induzierte Haferkoleoptilen je 10 min lang antagonistisch unter Wasser und stellte sie dann wieder vertikal. Es entwickelte sich zuerst eine Nachkrümmung im Sinne der ersten Lage, dann folgte eine Gegenbewegung im Sinne der zweiten Lage. Beide Ausschläge betrugen allerdings nur wenige Winkelgrade. Dekapitierte Koleoptilen in IES-Lösung verhielten sich bei gleichem Lagewechsel insofern anders, als hier auf die Krümmung im ersten Sinne nur eine Aufrichtung folgte.

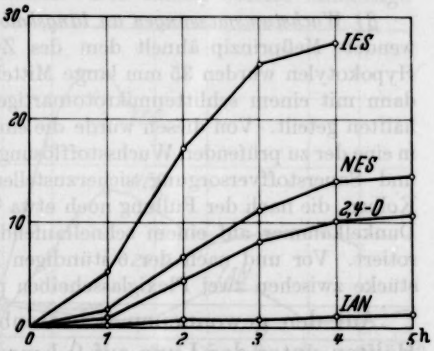


Abb. 18. Auslösung geotropischer Nachkrümmungen durch andere Wuchsstoffe als *IES*. Dekapitierte Pflanzen 14 Std horizontal exponiert; danach wieder aufgerichtet und mit $5{,}7 \times 10^{-5}$ mol Lösungen von *IAN*, 2,4-D und *NES* versorgt. Zum Vergleich Reaktionskurve des entsprechenden *IES*-Versuches

b) Die Wirkung einiger anderer Wuchsstoffe in geotropisch induzierten Hypokotylen. *α) Auslösung von Krümmungen nach geotropischer Induktion.* Zum Abschluß dieses Teiles unserer Untersuchung sollte noch geprüft werden, ob die latente geotropische Polarisation in dekapitierten Hypokotylen sich nur nach Zufuhr von Heteroauxin tropistisch auswirken kann, oder ob auch anders-artige Wuchsstoffe die induzierte Asymmetrie in Erscheinung treten lassen. Zur Klärung dieser Frage wurden dekapitierte Keimlinge wie in den vorigen Versuchen vorbehandelt und dann 14 Std lang horizontal induziert. Nach dem Wiederaufrichten wurden den Hypokotylen äquimolare Lösungen der folgenden Wirkstoffe apikal zugeführt.

β-Indolylessigsäure (IES)	10,0 mg/l	$5{,}7 \times 10^{-5}$ mol.
Naphthylessigsäure (NES)	10,6 mg/l	
Dichlorphenoxyessigsäure (2,4-D) . . .	12,6 mg/l	
Indolylacetonitril (IAN)	8,9 mg/l	

In Abb. 18 sind die durch diese 4 Verbindungen ausgelösten Krümmungsreaktionen nebeneinandergestellt. Es zeigt sich, daß außer IES auch noch NES und 2,4-D im induzierten Hypokotyl eindeutige, wenn auch schwächere Nachkrümmungen hervorrufen. IAN dagegen läßt keinen Effekt erkennen, denn die bei ihm zu beobachtende ganz schwache Krümmung (1° nach 4 Std) entspricht etwa der der Wasserkontrollen (Tabelle 13).

Zur Beurteilung der Natur dieser Reaktionen war zunächst zu untersuchen, ob das Ausmaß der beobachteten Krümmungen in unmittelbarer

Tabelle 13. *Reaktionswerte nach 4 Std (Mittel aus je 48 Einzelmessungen)*

	H_2O	IAN	2,4-D	NES	IES
Absolute Werte . .	$1{,}2^0 \pm 0{,}1$	$1{,}0^0 \pm 0{,}6$	$10{,}1^0 \pm 0{,}3$	$14{,}0^0 \pm 1{,}2$	$27{,}4^0 \pm 2{,}1$
bezogen auf H_2O-Kontrolle = 1,00	1,00	0,83	8,42	11,67	22,83

Beziehung zur Wachstumsförderung steht, die durch die gleichen Substanzen im nichtpolarisierten Hypokotyl ausgelöst wird. Zur Prüfung dieses Effektes dienten zwei prinzipiell verschiedene Methoden:

β) Wachstumsmessungen an längshalbierten Hypokotylzylindern. Das hier verwendete Meßprinzip ähnelt dem des Zylindertestes. Aus wuchsstoffverarmten Hypokotylen wurden 35 mm lange Mittelstücke herausgeschnitten. Diese wurden dann mit einem schlittenmikrotomartigen Schneidegerät in zwei gleiche Längshälften geteilt. Von diesen wurde die eine stets in destilliertes Wasser, die andere in eine der zu prüfenden Wuchsstofflösungen eingebracht. Um gute Durchmischung und Sauerstoffversorgung sicherzustellen, wurden die Proben in Erlenmeyer-Kolben, die nach der Füllung noch etwa $^2/_3$ ihres Volumens Luft enthielten, in der Dunkelkammer auf einem schnellaufenden Klinostaten (2 U/min) kontinuierlich rotiert. Vor und nach der 6-stündigen Einwirkungszeit wurden die Hypokotylstücke zwischen zwei Plexiglasscheiben photographiert.

Auf den gewonnenen Schattenbildern konnte dann die Länge der Hälften unter der Lupe auf 0,1 mm genau gemessen werden. Zu jeder Bestimmung dienten etwa 180 Proben. Die Temperatur betrug $\sim 20^0$C. Die Konzentrationen der Lösungen entsprachen denen im vorigen Versuch ($5{,}7 \times 10^{-5}$ mol).

Tabelle 14

Medium	H_2O	IAN	2,4-D	NES	IES
%-Verlängerung in 6 h. .	5,52	6,94	11,38	12,46	13,03
F_m	$\pm 0{,}24$	$\pm 0{,}25$	$\pm 0{,}45$	$\pm 0{,}54$	$\pm 0{,}52$
bezogen auf H_2O-Kontrolle = 1,00	1,00	1,26	2,03	2,26	2,36

Die wachstumsfördernde Wirkung der geprüften vier Stoffe steigt also im gleichen Sinn an wie ihr krümmungsauslösender Effekt in den geotropisch polarisierten Keimlingen. Bezieht man jedoch die einzelnen Wachstumswerte auf die Wasserkontrollen, so wird ein quantitativer Unterschied zwischen den beiden Versuchsreihen deutlich. Im Wachstumsversuch bleibt die Wirkung von NES und selbst von 2,4-D nur wenig hinter der von IES zurück. Nach geotropischer Polarisierung unterscheiden sich dagegen die Effekte der 3 Wuchsstoffe auffällig voneinander. Dieses andersartige Verhalten könnte prinzipiell darauf zurückzuführen sein, daß die geotropische Polarisierung die Wirkung des Heteroauxins weitaus stärker beeinflußt als die der „gewebefremden" Wuchsstoffe. Es wäre aber auch noch eine ganz andere Erklärung zu

erwägen. Werden die vier Verbindungen apikal zugeführt, so könnte die Geschwindigkeit ihrer basipetalen Ableitung auch schon im unpolarisierten Organ spezifisch verschieden sein.

γ) Induktion von Krümmungen durch einseitige Wuchsstoffzufuhr. Zur Prüfung dieser Möglichkeit wurden in einer weiteren Versuchsreihe nichtdekapitierten ungereizten Keimpflanzen nach einer früher beschriebenen Methode (BRAUNER 1952) die Wuchsstofflösungen von einem der zungenförmig zurechtgeschnittenen Kotyledonen zugeführt, während der andere Kotyledo reines H_2O erhielt. Die durch solche einseitige Darbietung verursachten Krümmungs-Reaktionen wurden in der früher beschriebenen Weise photographisch registriert. Jede Meßreihe umfaßte etwa 50 Einzelpflanzen; die Versuchs-Temperatur betrug 19—20°C, die rel. Feuchte 70—80%. Abb. 19 zeigt das Ergebnis. Es weicht wesentlich von dem der vorigen Serie ab: Die durch die vier Wirkstoffe induzierten Krümmungen unterscheiden sich jetzt wieder viel mehr voneinander als die entsprechenden Längenwachstumsreaktionen im Hälftenversuch, und zwar im selben Sinn wie bei den geotropisch induzierten Hypokotylen nach symmetrischer Darbietung der Lösungen. Der Effekt der NES ist wieder nur etwa halb so stark wie bei IES. Bei den beiden anderen Verbindungen beginnt die Reaktion sogar mit einer vorübergehenden Wachstumshemmung, die erst sehr verspätet von einer schwachen Förderung abgelöst wird.

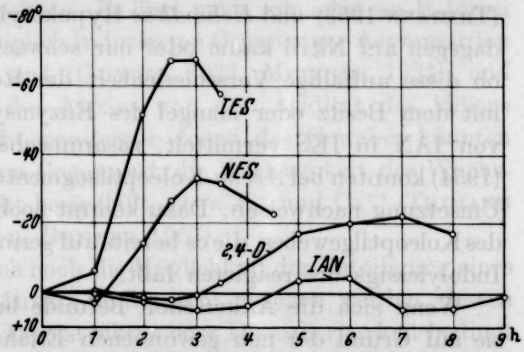


Abb. 19. Krümmungsreaktion ausgelöst durch einseitige Zufuhr äquimolarer ($5{,}7 \times 10^{-5}$ mol) Lösungen von *IAN*, *2,4-D*, *NES* bzw. *IES*

Dieses Verhalten spricht also sehr für die Berechtigung der Vermutung, daß die Unterschiede im Ausmaß der Krümmungen in erster Linie entsprechenden Differenzen der Zuleitungsgeschwindigkeiten der vier Wirkstoffe zuzuschreiben sind. Die geotropisch induzierte Polarität wäre demnach nicht spezifisch auf IES eingestellt, sie kann auch von NES und von 2,4-D „ausgenutzt" werden. Eine Sonderstellung nimmt jedoch offenbar das Nitril ein. Während sich im Spalthälftentest noch ein schwacher Wachstumsfördereffekt (+ 26%) erkennen ließ, und auch bei asymmetrischer Zuleitung über einen Kotyledo nach längerer Einwirkungszeit schließlich noch schwache Krümmungen (maximal 4,5°) zustande kamen, war IAN, wie schon erwähnt, nicht imstande, im geotropisch polarisierten Hypokotyl Nachkrümmungen

auszulösen. Dieses Verhalten scheint den Erfahrungen von Anker (1954, 1956) zu widersprechen, nach denen dekapitierte Haferkoleoptilen in IAN-Lösung ihr geotropisches Reaktionsvermögen wiedergewinnen und zwar in höherem Grade als in IES. Nun ist aber daran zu denken, daß Haferkoleoptilen auch schon im Wachstumstest auf Nitril sehr viel stärker reagieren als Sproßorgane von dikotylen Keimlingen. Wir konnten die Angaben von Bentley und Mitarbeitern (1952) bestätigen, daß beim *Avena*-Zylindertest IAN mindestens ebensostark wirkt wie IES. *Pisum*-Internodien (Bentley l. c.), *Lupinus*-Hypokotyle (Thimann 1953) und *Helianthus*-Hypokotyle (eigener Befund) reagieren dagegen auf Nitril kaum oder nur schwach. Es wäre noch zu prüfen, ob diese auffällige Verschiedenheit des Reaktionsvermögens vielleicht mit dem Besitz oder Mangel des Enzymsystems, das die Umformung von IAN in IES vermittelt, zusammenhängt. Stowe und Thimann (1954) konnten bei *Avena*-Koleoptilsegmenten Andeutungen einer solchen Umsetzung nachweisen. Dazu kommt noch die höhere Empfindlichkeit des Koleoptilgewebes, die es bereits auf geringe Spuren der so gewonnenen Indolylessigsäure reagieren läßt.

Wenn sich die Ankerschen Befunde bestätigen sollten, so würden sie auf Grund der neu gewonnenen Erfahrungen jetzt so zu interpretieren sein, daß auch in der Koleoptile die primäre geotropische Induktion durch die Verlagerung eines nicht-auxinartigen Stoffes eingeleitet wird. Die durch ihn verursachte physiologische Polarisierung könnte dann selbst den Wuchsstoffeffekt einer neutralen Verbindung wie es das Nitril ist, asymmetrisch werden lassen. Nach dieser Deutung würde auch das Bedenken hinfällig, das sich aus der Tatsache ergibt, daß das Nitril selbst als apolarer Körper im geoelektrischen Feld nicht einseitig verlagert werden kann.

Schlußbemerkungen

Die Summe der geschilderten Ergebnisse hat uns schließlich dazu geführt, die ursprüngliche Vorstellung von einer direkten Wuchsstoffverlagerung als Primäreffekt der transversal einwirkenden Schwerkraft aufzugeben. Da man aber schwer umhin kann, als erste Folge einer Lageveränderung eine Massenverschiebung im Gewebe anzunehmen, frägt es sich, was für Stoffe von den verfügbaren Kräften verlagert werden könnten, deren Neuverteilung dann die Wirkung des Wuchsstoffes asymmetrisch beeinflußt. Die bisherigen experimentellen Daten liefern uns noch recht wenig Anhaltspunkte, vor allem deswegen, weil sie die Konzentrationsänderungen der fraglichen Stoffe meist erst nach stundenlanger Exposition der Versuchsobjekte angeben. Damit wird die Entscheidung sehr erschwert, ob es sich bei den beobachteten Veränderungen wirklich noch um primäre Stoffverschiebungen gehandelt

hat. Dies gilt vor allem für die Angaben von METZNER (1934) über die asymmetrischen Veränderungen des p_H-Wertes nach geotropischer Exposition. Da, wie in der vorliegenden Studie gezeigt wurde, die Reizschwelle bei Zimmertemperatur weniger als 2 min betragen kann, muß die verantwortliche Stoffverschiebung also bereits innerhalb dieser Zeit wirksam zu werden beginnen. Danach ist zu erwarten, daß der transportierte Stoff verhältnismäßig kleinmolekular und leicht diffusionsfähig ist. Wenn nun seine Verlagerung durch das Potentialgefälle des geoelektrischen Effektes vermittelt werden soll, so müßte er ionisiert sein oder doch Dipolcharakter besitzen. Es liegt nahe, zunächst an H-Ionen zu denken, zumal ja in geotropisch induzierten Organen p_H-Asymmetrien bereits beobachtet worden sind (GUNDEL 1933, METZNER 1934), und andererseits die Aktivität des Auxins von der Acidität des Milieus abhängt. Auch andere leicht wandernde Ionen des Gewebes könnten hier eine Rolle spielen, deren Gegenwart die Wirksamkeit des Wuchshormons direkt oder indirekt beeinflußt, etwa K^+ und Ca^{++} (THIMANN u. SCHNEIDER 1938, COOIL u. BONNER 1957).

Schließlich muß aber auch noch die Möglichkeit der Beteiligung eines organischen Cofactors des Auxins in Betracht gezogen werden, dessen Verlagerbarkeit durch seine Dipolstruktur oder Dissoziierbarkeit bedingt sein könnte. Mit der Existenz eines solchen organischen Regulators scheinen AUDUS u. BROWNBRIDGE (1957) bei ihrer Interpretation des Wurzelgeotropismus gerechnet zu haben.

Die Frage nach der Wanderungsrichtung des Cofactors und dem danach zu postulierenden Sinn seiner Wirkung wurde bisher noch bewußt offengelassen. Prinzipiell könnte das Endphänomen einer geotropischen Aufkrümmung ja ebenso durch die Abwärtsbewegung eines Auxinaktivators wie durch die Aufwärtsbewegung eines Antagonisten induziert werden. Es liegen jedoch bereits einige Beobachtungen vor, die Schlüsse auf den tatsächlichen Sinn der induzierten Polarität zulassen. COPELAND (1900) konnte zuerst zeigen, daß Spalthälften von Hypokotylen bei horizontaler Exposition in Zwangslage eine charakteristische Änderung ihres Längenwachstums gegenüber den Vertikalkontrollen erfahren. Werden sie als „Unterhälften" induziert (Schnittfläche oben), so ist ihre Wachstumsrate erheblich gesteigert, während „Oberhälften" eine leichte Hemmung erkennen lassen. Diese Beobachtung, die wir durchaus bestätigen konnten, läßt sich zunächst so deuten, daß eine Anreicherung oder Aktivierung des Wuchsstoffes im Rindengewebe des Hypokotyls zu einer erheblich stärkeren Förderung des Wachstums führt als im Binnengewebe.

Da aus der vorliegenden Untersuchung hervorgegangen ist, daß eine geotropische Polarisierung auch im wuchsstofffreien Organ zustande kommt, darf weiter geschlossen werden, daß ein Cofactor tatsächlich

nach unten wandert und dadurch die Wirksamkeit des Wuchsstoffes im Rindenparenchym der unteren Organhälfte *steigert*. Das leichte Wachstumsdefizit in der oberen Hälfte würde sich dann daraus erklären, daß hier der Cofactor aus der Rinde nach dem reaktionsträgeren Markgewebe verlagert wird. — Weitere Versuche zur Prüfung dieser Vorstellung sollen in einer späteren Mitteilung vorgelegt werden.

Zusammenfassung

1. In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch unternommen, dem Verständnis der physiologischen Polarisierung geotropisch gereizter Organe durch eine zeitliche Trennung des Induktionsvorganges von der Krümmungsreaktion näherzukommen.

2. Diese Trennung ließ sich auf zweierlei Weise erreichen: durch Reizung der Pflanzen (a) bei niederer Temperatur und (b) in wuchsstoffverarmtem Zustand.

3. Als Versuchsobjekte dienten stets 3—4 Tage alte Keimpflanzen von *Helianthus annuus*.

4. In Vorversuchen wurde festgestellt, daß die Hauptwuchsstoffquelle der Keimlinge die Kotyledonen sind. Die Plumula scheint ohne wesentlichen Einfluß auf das Wachstum zu sein. Dekapitierung reduziert das geotropische Reaktionsvermögen im Laufe von drei Tagen vollkommen; durch Zufuhr von Auxinlösung läßt es sich dann teilweise wiederherstellen.

5. Abkühlung auf $+4°$C hebt das geotropische Reaktionsvermögen intakter Keimlinge vollkommen auf. Werden die Pflanzen nach Horizontalstellung in der Kälte wieder aufgerichtet und erwärmt, so treten erhebliche Nachkrümmungen im Sinne der vorherigen Reizlage auf. Der Vorgang der Induktion kann also noch bei viel niedrigeren Temperaturen ablaufen als die sichtbare Krümmungsreaktion.

6. Das Maximum der Nachkrümmung steht in annähernd linearer Proportion zum Logarithmus der Reizdauer.

7. Aus der Größe der Nachreaktionen nach gleich langer Induktionszeit bei verschiedenen Temperaturen oder aus den verschiedenen Induktionszeiten, die bei diesen Temperaturen zur Erzielung gleich großer Reaktionen nötig sind, ließen sich Temperaturkoeffizienten Q_{10} des geotropischen Induktionsvorgangs ermitteln. Es ergeben sich für alle geprüften Temperaturbereiche annähernd die gleichen Werte:

	Temperaturintervall		
	4–10°C	4–20°C	10–20°C
Q_{10} . .	3,72	3,75	3,77

So hohe Koeffizienten sprechen für eine entscheidende Mitwirkung chemischer Vorgänge am Induktionsvorgang.

8. Beträchtlich niedriger ist der Q_{10}-Wert des Streckungswachstums: 1,88 für 10—20° und 1,61 für 20—30°C. Demnach scheint der Vorgang hier durch physikalische Faktoren der Stoffzuleitung limitiert zu werden.

9. Durch längeres Verweilen in reiner Stickstoffatmosphäre verlieren die Keimlinge ihre geotropische Induzierbarkeit praktisch vollkommen. Auch diese Beobachtung spricht für die chemische Natur des Induktionsprozesses.

10. Werden bei +4°C horizontal exponierte Keimlinge anschließend bei der gleichen Temperatur vertikal gestellt, so klingt die induzierte Polarisierung mehrere Stunden lang nach. Selbst nach 12stündiger Wartezeit entwickeln sich bei Erwärmung der Pflanzen auf Zimmertemperatur noch deutliche Krümmungen im Sinne der ursprünglichen Reizlage.

11. Nach antagonistischer Reizung bei +4°C wirken sich die beiden Induktionen in der Weise aus, daß nach dem Wiederaufrichten in der Wärme zunächst eine Krümmung im Sinne der ersten Reizlage entsteht; auf diese folgt dann eine Gegenbewegung im Sinne der zweiten Reizlage. Die beiden Impulse kompensieren einander also *nicht*.

12. Durch Dekapitierung wuchsstoffarm gewordene Hypokotyle bleiben selbst nach 14 Std Horizontallage völlig ungekrümmt. Werden sie nach der Reizung wiederaufgerichtet und von der Schnittfläche her mit 10 mg/l IES-Lösung versorgt, so krümmen sie sich kräftig im Sinne der vorherigen Induktion. Auch in diesen Versuchen bestand annähernde Proportionalität zwischen Reaktionsmaximum und dem Logarithmus der Induktionszeit.

13. Werden die Hypokotyle nach der geotropischen Exposition ohne Wuchsstoffzufuhr aufgerichtet, so läßt sich wieder beobachten, daß die induzierte Polarisation auch nach dem Aufhören des Reizes noch viele Stunden lang nachwirkt. Auxinzufuhr ruft dann selbst nach 12stündiger Wartezeit noch merkliche Krümmungen im Sinne der ursprünglichen Exposition hervor.

14. Aus diesem Grundversuch geht hervor, daß beim primären Polarisationsvorgang im Schwerefeld nicht der Wuchsstoff selbst verlagert wird, sondern ein anderer Faktor, der im induzierten Organ lang nachwirkende physiologische Asymmetrien hervorruft.

15. Antagonistische Reizung wirkt sich im dekapitierten Hypokotyl prinzipiell anders aus als im abgekühlten, intakten Organ. Hier interferieren beide Reize ihrer Dauer entsprechend miteinander: bei kürzeren Präsentationszeiten (3 h/3 h) dominiert die Wirkung des ersten Reizes, bei längeren (8 h/8 h) die des zweiten, während bei einer bestimmten mittleren Zeitfolge (5 h/5 h) sich beide Reize praktisch kompensieren.

16. Die geotropische Polarisation ist nicht spezifisch auf IES eingestellt. Sie kann auch von anderen Wuchsstoffen (NES, 2,4-D) zur

Hervorrufung entsprechender Krümmungsreaktionen ausgenutzt werden. — Eine Sonderstellung nimmt hier IAN ein, auf das das *Helianthus*-Hypokotyl im Zylindertest nur sehr schwach, und tropistisch überhaupt nicht anspricht.

17. Die krümmungsauslösende Wirkung der geprüften Wuchsstoffe im geotropisch induzierten Hypokotyl wird weitgehend durch ihr basipetales Wanderungsvermögen bestimmt: 2,4-D < NES < IES.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Förderung unserer Untersuchungen, Frau Dr. M. Brauner und Fräulein Dr. H. Kratwohl für ihre Mitarbeit bei der Ausführung und Auswertung der Versuche, und dem Mechanikermeister unseres Instituts, Herrn R. Fehlner, für die Anfertigung der Apparaturen.

Literatur

Ameijden, U. P. van: Geotropism and phototropism in the absence of free oxygen. Rec. Trav. bot. néerl. **14**, 149—214 (1917). — Anker, L.: A comparative study on the recovery of the geotropic response of decapitated Avena coleoptiles by indoleacetic acid, indoleacetonitrile, and naphtylacetic acid. Proc. kon. ned. Akad. Wet. C **57**, 304—316 (1954). — The auxin concentration rule for the geotropism of Avena coleoptiles. Acta bot. neerl. **5**, 335—341 (1956). — Audus, L. J., and M. E. Brownbridge: Studies on the geotropism of roots. I. Growthrate distribution during response and the effects of applied auxins. J. exp. Bot. **8**, 105—124 (1957). — Bělehrádek, J.: Temperature and living matter. Protoplasma Monogr. **8** (1935). — Bentley, J. A., and A. S. Bickle: Studies on plant growth hormones. II. Further biological properties of 3-Indolylacetonitrile. J. exp. Bot. **3**, 406—423 (1952). — Bentley, J. A., and S. Housley: Studies on plant growth hormones. I. Biological activities of 3-Indolyl-acetaldehyde and 3-Indolylacetonitrile. J. exp. Bot. **3**, 393—405 (1952). — Beyer, A.: Untersuchungen zur Theorie der pflanzlichen Tropismen. Die Beziehungen zwischen geotropischer Krümmung und Wachstum bei Dikotylen. Planta (Berl.) **18**, 509—524 (1932). — Botjes, J. O.: Induction of polarity by geotropical stimulation in tomato plants lacking growth substance owing to being kept in the dark. Proc. kon. ned. Akad. Wet. **41** (2), 161—166 (1938). — Brauner, L.: Über den Einfluß der Koleoptilspitze auf die geotropische Reaktion der Avena-Keimlinge. Ber. dtsch. bot. Ges. **41**, 208—211 (1923). — Induktion phototropischer Reaktionen durch ein künstliches Perzeptionsorgan. Experientia (Basel) **8**, 102 (1952). — Brauner, L., u. Y. Vardar: Über die Funktion der Lamina bei der phototropischen und geotropischen Reaktion des *Tropaeolum*-Blattes. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul B **15**, 269—299 (1950). — Cooil, B. J., and J. Bonner: The nature of growth inhibition by calcium in the Avena coleoptile. Planta (Berl.) **48**, 696—723 (1957). — Copeland, E. B.: Studies on the geotropism of stems. Bot. Gaz. **29**, 185—196 (1900). — Correns, C.: Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora (Jena) N. R. **50**, 87—151 (1892). — Czapek, Fr.: Untersuchungen über Geotropismus. Jb. wiss. Bot. **27**, 243—339 (1895). — Dijkman, M. J.: Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei Lupinus. Rec. Trav. bot. néerl. **31**, 391—450 (1934). — Dolk, H. E.: Geotropism and the growth substance. Rec. Trav. bot. néerl. **33**, 509—585 (1936). — Fliry, M.: Zur Wirkung der Endknospe auf die Hypokotylstreckung des Dikotylenkeimlings. Jb. wiss. Bot. **77**, 150—184 (1932). — Gundel, W.: Chemische und physikalische Vorgänge bei geischer Induktion. Jb. wiss. Bot. **78**, 623—664 (1933). — Laibach, F., u. F. Meyer: Über die Schwankungen des Auxingehaltes bei Zea mays und Helianthus annuus

im Verlauf der Ontogenese. Senckenbergiana **17**, 73—86 (1935). — METZNER, P.: Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei geotropisch gereizten Keimpflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 506—522 (1934). — REISENER, H. J.: Versuche zum Geotropismus mit radioaktiver β-Indolylessigsäure. Naturwissenschaften **44**, 120 (1957). — RUGE, U.: Über die geotropische Aufkrümmung dekapitierter Helianthus-Keimlinge. Planta (Berl.) **32**, 176—186 (1941). — SCHRANK, A. R.: Bioelectrical implications in plant tropisms. Symp. Soc. exp. Biol. **11**, 95—117 (1957). — STILES, W.: Permeability. New Phytologist Reprints **13**, London 1924. — STOWE, B. B., and K. V. THIMANN: The paper chromatography of indole compounds and some indole-containing auxins of plant tissue. Arch. Biochem. **51**, 499—516 (1954). — THIMANN, K. V.: Hydrolysis of indoleacetonitrile in plants. Arch. Biochem. **44**, 242—243 (1953). — THIMANN, K. V., and CH. L. SCHNEIDER: The role of salts, hydrogen ion concentration and agar in the response of the Avena coleoptile to auxins. Amer. J. Bot. **25**, 270—280 (1938). — WEBSTER jr., W. W., and A. R. SCHRANK: Electrical induction of lateral transport of 3-Indoleacetic acid in the Avena coleoptile. Arch. Biochem. **47**, 107—118 (1953). — WIT, J. L. DE: Growth-substance relations in the Avena coleoptile, studied by means of the geotropic response. Acta bot. neerl. **6**, 1—45 (1957). — WORTMANN, J.: Studien über geotropische Nachwirkungserscheinungen. Bot. Ztg **42**, 705—713 (1884).

Prof. Dr. L. BRAUNER, Botanisches Institut der Universität München, München 19, Menzingerstraße 67

Planta, Bd. 51, S. 148—166 (1958)

Aus dem Biologischen Forschungsinstitut Limburg a. d. Lahn

ÜBER DEN ARTBASTARD ARABIDOPSIS SUECICA (FR.) NORRL. × A. THALIANA (L.) HEYNH. UND DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DEN GATTUNGEN ARABIDOPSIS HEYNH. UND CARDAMINOPSIS (C. A. MEYER) HAY.*

Von

FRIEDRICH LAIBACH**

Mit 9 Textabbildungen

(Eingegangen am 17. Dezember 1957)

Bei der Bedeutung, die *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. als Versuchsobjekt für entwicklungsphysiologische und genetische Untersuchungen gewonnen hat, dürfte es interessieren, daß in der Gattung *Arabidopsis* auch Artkreuzungen erfolgreich durchgeführt werden können. Schon im Jahre 1945 habe ich den Bastard *A. suecica* (FRIES) J. P. NORRLIN × *A. thaliana* (L.) HEYNHOLD hergestellt. Die reziproke Kreuzung mißlang.

In diesem Sommer wurden wechselseitige Bestäubungen zwischen *A. suecica* und *Cardaminopsis arenosa* (L.) HAYEK vorgenommen. Sie hatten Erfolg. Über die Ergebnisse der Kreuzungsversuche soll nunmehr zum ersten Mal berichtet werden.

I. Geschichtliches

Bei Kreuzblütlern sind im allgemeinen Artbastarde relativ selten. Das stellte schon FOCKE in seinem Werk „Die Pflanzenmischlinge" (1881, S. 33) fest: „Trotz der großen Ähnlichkeit im Blütenbau zeigen die Cruciferen, mit Ausnahme einzelner Gattungen, wenig Neigung zu Artkreuzungen." Allerdings war damals schon der Gattungsbastard *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. bekannt. SAGERET (1826) hatte ihn zuerst hergestellt. Auch wußte man, daß Kreuzungsversuche in umgekehrter Richtung (*Brassica oleracea* als Mutter) immer ergebnislos verliefen.

* O. RENNER zum 75. Geburtstag gewidmet.

** Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ausgeführt.

Fräulein Dr. ADELE ZENKER und Fräulein RUTH FARNY danke ich für die wertvolle Hilfe.

Großen Dank schulde ich auch den in Kap. II genannten Herren, durch deren Hilfe ich das reichhaltige Samenmaterial erhalten habe, sowie den Herren Prof. Dr. MELCHIOR (Berlin) und Dr. HIITONEN (Helsinki) für ihre Beratung in taxonomischen Fragen.

Herrn FRANK H. STODOLA, U.S. Dept. of Agriculture, Peoria, Illinois, und Herrn CURT LEBEN, Lilly Research Laboratories, Indianopolis, Ind., danke ich für die Überlassung der Gibberellin-Präparate.

Anfangs wurde der *Raphanus* × *Brassica*-Bastard in Zweifel gezogen, zu Unrecht, später gelangte er nach Entdeckung der tetraploiden Form durch Karpechenko (1927) zu besonderer Bedeutung. Im übrigen neigen nur die Gattungen *Cardamine*, *Dentaria*, *Draba*, *Raphanus* und *Roripa* stärker zur Bildung von Artbastarden. Bekannt sind solche aber auch in den Gattungen *Arabis*, *Barbaraea*, *Cochlearia*, *Capsella*, *Thlaspi* und einigen anderen geworden. Im großen und ganzen dürfte aber der obige Satz Fockes auch heute noch seine Gültigkeit haben.

II. Material

Von *A. thaliana* wurden für die Kreuzungsversuche zunächst die frühblühenden Rassen *La* (Landsberg a. d. Warthe), *Ta* (Tabor) und *Di* (Dijon) verwandt (Abb. 1). In diesem Jahre wurde auch eine winterannuelle Rasse *Te* (Tenala, SW-Finnland) herangezogen (Abb. 2).

Samen von *A. suecica* erhielt ich zum ersten Mal durch Herrn Kollegen A. Lang (damals Tübingen). Sie waren 1944 in Finnland in der Nähe der Stadt Porvoo (etwa 6 km nordöstlich von Helsinki) als *A. thaliana*-Samen von Herrn Dr. Sumalainen gesammelt worden mit der Bemerkung, daß sich in dem Kollekt auch Samen von *A. suecica* befänden. Aus diesen wurde eine Rasse *Fi* (Finnland) selektioniert, die in bezug auf ihre Blüten- und Fruchtbildung einige Eigentümlichkeiten aufweist (Abb. 3a). Die Schoten sitzen häufig auf einem längeren oder kürzeren Gynophor, wie es für die den Cruciferen nahestehende Familie der Capparidaceen charakteristisch ist, aber auch in gewissen Gattungen der Cruciferen (z. B. der Tribus Thelypodieae) vorkommt. Bei *A. thaliana* habe ich derartiges nie beobachtet. Mit der Gynophorbildung ist häufig eine andere Merkwürdigkeit verknüpft, nämlich die Entstehung von wenig- oder vielblütigen Inflorescenzen aus den basalen Teilen der Blüte (an Stelle eines Fruchtknotens) oder dem Innern der Frucht, gewöhnlich aus den unteren Teilen des Replums, die grün bleiben, während der obere Teil der Schote nach Reifung der Samen abstirbt (Abb. 3b).

Abb. 1

Abb. 2

Abb. 1. *Arabidopsis thaliana*. Sommerannuelle Rasse *Di* (Dijon) 2 Monate nach Aussaat. Normales Blühen und Fruchten

Abb. 2. *A. thaliana*. Winterannuelle Rasse *Te* (Tenala, Finnland) 6½ Monate nach Aussaat. Nur wenig Blüten, viele Luftrosetten

Im Jahre 1956 habe ich dann weitere Samenproben von *A. suecica* durch Vermittlung der Herren Kollegen Collander (Helsinki) und Dahlgren (Uppsala)

erhalten. Sie enthielten neben einigen neuen winterannuellen Rassen von *A. thaliana*, darunter auch die oben genannte Rasse *Te*, weitere *A. suecica*-Rassen.

Eine Samenprobe stammte aus der Nähe von Helsinki (Djurgardsvillau, auf Felsen; leg. H. LUTHER) und trug die Bezeichnung *Cardaminopsis suecica*. Aus ihr wurde die Rasse Fi_1 (Finnland$_1$) gewonnen, die dieselben Anomalien wie die frühere

a b

Abb. 3a u. b. a *A. suecica*. Rasse *Fi* mit Blütenanomalien. b *A. suecica*, die gleiche Rasse. Blütenanomalien deutlicher sichtbar. Blüte unten links mit Gynophor und einer aus dem aufgeplatzten Fruchtknoten hervorgesproßten Inflorescenz. Die folgenden Blüten zeigen dasselbe in weniger fortgeschrittenem Zustand

Rasse *Fi* zeigt. Eine weitere Sendung mit der Bezeichnung *A. thaliana* (Finnland, Tavastia, Tammi, Felsen bei der Biologischen Station; leg. H. LUTHER) bestand aus *A. suecica*-Samen. Die daraus gewonnenen Rassen waren auch nicht normal. Neben Gynophorbildung und Proliferation aus dem Innern des Fruchtknotens bei einigen Pflanzen zeigen andere eine davon verschiedene Anomalie: bei den meisten Blüten entsteht hier aus den Achseln eines oder zweier opponierter Kelchblätter je eine neue Blüte, so daß später neben der Hauptfrucht noch ein oder zwei seitliche Früchte sitzen. Neben diesen verschiedenen anomalen Pflanzen wurden aber auch solche mit ganz normalen Blüten und Früchten beobachtet. Die Population wurde vorläufig *Fe* (Fennia) genannt, sie besteht aus mehreren Rassen und muß später aufgeteilt werden.

Aus Schweden erhielt ich zwei Sendungen von *A. suecica* durch Herrn Kollegen Dahlgren, auch unter der Bezeichnung *Cardaminopsis suecica*. Das eine Kollekt trug den Vermerk: Bahndamm bei Jürte, Västmanland, leg. E. Almquist, das andere: Bahndamm bei Harg, Uppland, leg. E. Almquist. Die aus den Proben hervorgegangenen Pflanzen sind in sich sehr einheitlich; es wurden für sie die Bezeichnungen *Su* und Su_1 (Suecia) gewählt. Ihre Reinheit muß allerdings noch geprüft werden. *Su* und Su_1 sind blütenbiologisch voneinander verschieden. *Su* blühte bei Februaraussaat bis Mitte August nicht; nur an einzelnen mit Gibberellin behandelten Rosetten (Beginn 4. 8. 57) konnte Schossen ohne Blütenbildung (18. 8. 57) erzielt werden. Su_1 zeigte bei gleichzeitiger Aussaat ohne Behandlung schon Mitte Juli Blütenanlagen. Su_1 ist also wie die finnischen Herkünfte sommerannuell und spätblühend; dagegen scheint *Su* winterannuell zu sein. Blütenanomalien wurden bei Su_1 nicht beobachtet. Daß die bei den finnischen Rassen (*Fi* und Fi_1) beobachteten Anomalien erblicher Natur sind, geht aus den Artkreuzungen mit *A. thaliana*, die nie solche Anomalien gezeigt hat, hervor. Um den Erbgang genauer festzustellen, sind natürlich Rassenkreuzungen geeigneter. Solche wurden deshalb zwischen normalen Rassen von *A. suecica* (Su_1) und den anomalen Rassen *Fi* und *Fe* in diesem Sommer durchgeführt.

Cardaminopsis arenosa (L.) Hay. ist im früheren Herzogtum Nassau an der unteren Lahn und im Rheintal häufig. Eine weißblühende Form findet sich in Limburg am Bahndamm neben der Lahn; rosa- und weißblühend kommt die Art im unteren Lahntal, z. B. zwischen Laurenburg und Obernhof an der Landstraße (Waldrand zwischen Moospolstern und an Felsen) massenhaft vor. Daher stammt meine Rasse *Lau* (Laurenburg). Sie blüht von Ende März ab, einzelne Exemplare waren dieses Jahr noch Mitte August in Blüte.

Abb. 4. *Cardaminopsis arenosa*, Rasse *Hab* (Haberga, Schweden). Selbststeril. Fruchtknoten vergrößert sich zwar *etwas* nach Selbstbestäubung (schwache Neigung zur Parthenokarpie wie bei vielen Cruciferen), ist aber immer samenlos. Man vergleiche damit den Fruchtansatz bei *A. suecica*, Abb. 3a

Seinen Samensendungen von *A. thaliana* und *A. suecica* aus Schweden hatte Herr Dahlgren auch ein paar Proben von *C. arenosa*, offenbar wegen der großen Ähnlichkeit der Pflanze mit *A. suecica*, beigelegt. Ein Kollekt (Uppsala; leg. O. Dahlgren) hat die vorläufige Bezeichnung *Upp* erhalten. Die Pflanzen erwiesen sich als sommerannuell: bei Februaraussaat zeigten sich Mitte Juni die ersten Blütenanlagen bei 1 Pflanze, bei weiteren Pflanzen einen Monat später; einige Pflanzen waren Mitte August noch im Rosettenzustand. Das Material ist also offenbar noch nicht einheitlich. Bei zwei anderen Proben,

Gim (Gima, Bahnhof, Uppland; leg. E. ALMQUIST) und *Hab* (Haberga, Bahnhof, Uppland; leg. E. ALMQUIST) begann *Gim* nach Februaraussaat am 10. 8. zu sprossen und Blütenanlagen zu zeigen; *Hab* ist noch vegetativ bis auf 7 von 14 Pflanzen, die Gibberellinbehandlung erhalten haben (Abb. 4). Anomalien wiesen die *C. arenosa*-

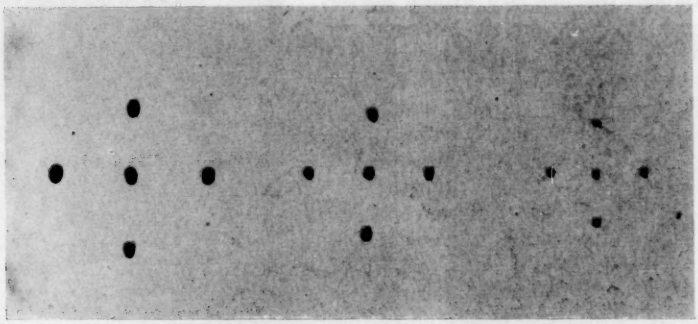


Abb. 5. Samen von *Cardaminopsis arenosa* (links), *Arabidopsis suecica* (Mitte) und *A. thaliana* (rechts). Vergr. 2,5:1

Abb. 6. *A. thaliana*, winterannuelle Rasse *Öst* (Östhammer, Schweden). Die 5 inneren Rosetten nach GS-Behandlung geschoßt (3 zur Blüte gelangt), die übrigen 9 im Rosettenzustand verharrend

Herkünfte keine auf. Die Unterschiede in der Samengröße der drei Arten *A. thaliana*, *A. suecica* und *C. arenosa* zeigt Abb. 5.

In der Gibberellinsäure (GS)-Behandlung hat man heute ein brauchbares Mittel, um kältebedürftige Pflanzen (z. B. winterannuelle und zweijährige) auch ohne Kältebehandlung schon im 1. Jahr zum Blühen zu bringen. Es hat sich auch bei meinen *winterannuellen* Rassen von *A. thaliana* bewährt. Bei Frühjahrsaussaat (Febr., März 1957) konnten die winterannuellen *thaliana*-Rassen *Kru* (Krusenberg, Schweden) und *Öst* (Östhammer, Schweden) durch GS-Behandlung (Wattebausch mit 0,01% GS auf Sproßscheitel) zum Schossen, Blühen und Fruchten gebracht

werden (Abb. 6). Die Rasse *Øy* (Øystese, Norwegen) brachte es bei Sommeraussaat (Juli 57) und GS-Behandlung vom 1. 11. 57 an nach 13tägiger Behandlung nur zum Schossen, aber im Laufe des Winters nicht zum Blühen. Bei der winterannuellen Rasse *Su* von *A. suecica* begann nach 14tägiger GS-Behandlung am 18. 8. 57 das Schossen, aber im Laufe des Jahres kam es nicht mehr zum Blühen, obwohl die GS-Behandlung etwas früher begonnen hatte als bei den *thaliana*-Rassen *Kru* und *Öst*, die zur Blüte gelangten. Noch merkwürdiger ist das Verhalten der Rasse *Lau* von *C. arenosa*. Obwohl eine Rosette vom 8. 8. 57 an (mit Unterbrechung während des Oktobers), eine andere vom 1. 11. 57 ab mit GS behandelt wurde, kam es bei Rosette 1 bis Anfang Dezember noch nicht, bei Rosette 2 erst am 26. 11. 57, also nach 25tägiger Behandlung, zum Schossen. Hingegen schoßte *und* blühte die Rasse *Hab* (Haberga, Schweden) von *C. arenosa*, bei der mit der Behandlung Ende Juli begonnen wurde. Das Schossen setzte schon nach 8 Tagen ein, das Blühen etwa 1 Monat später. Es schoßten alle 7 behandelten Pflanzen, davon kamen 4 zur Blüte, 8 unbehandelte Pflanzen schoßten und blühten bis 12. Dezember nicht.

Es bestehen offenbar *quantitative Unterschiede* zwischen winterannuellen Halbrosettenpflanzen bezüglich des Schossens nach GS-Behandlung.

Bei der *späten sommerannuellen* Rasse Fi_1 von *A. suecica* (Aussaat 18. 7. 57) wurde 1 von 6 kräftigen Rosetten am 2. 11. 57 mit 0,01%iger GS behandelt. Sie schoßte nach 19 Tagen (21. 11.) und zeigten nach 37 Tagen (9. 12.) im natürlichen Kurztag Blütenanlagen. Die nichtbehandelten Rosetten verblieben in diesem Zustand bis nach Abschluß der Arbeit (12. Dezember 1957)[1].

III. Der Bastard *Arabidopsis suecica* × *thaliana*

1. Die Eltern

Nach O. E. Schulz (1924, S. 269) unterscheiden sich die beiden Eltern-Arten in folgenden Merkmalen (Tabelle 1).

Tabelle 1

	Rosetten-Blätter	Blütenstiel	Petala	Schoten	Samen
A. thaliana	meist gezähnt	5—1,5 mm	3—4 mm	5—16/ 0,75mm	0,5:0,4:0,3 mm
A. suecica	meist leierförmig-fiederspaltig	7—5 mm	4,5—5,5 mm	20—40/ 1 mm	0,75:0,5:0,4 mm

[1] *Anmerk. b. d. 1. Korrekt.* Von den nach GS-Behandlung zunächst nur vegetativ geschoßten Pflanzen ist im Januar 1958 noch eine Reihe zur Blütenbildung geschritten, z. B. von *A. suecica* die Rasse *Su*, die zunächst nur vegetativ geschoßt war und eine Luftrosette gebildet hatte, nach GS-Behandlung dieser aber zum zweiten Male schoßte und diesmal mit Blütenbildung. Auch die oben genannte Rosette 1 der Rasse *Lau* von *C. arenosa* ist im Januar geschoßt und zeigt Blütenanlagen.

Die Wirkung der GS auf die Schossen und Blüten verschiedener Rassen von *A. thaliana*, *A. suecica*, *C. arenosa* und deren Bastarde wird weiter verfolgt und über die Resultate zu gegebener Zeit berichtet werden.

Die Artunterschiede sind treffend von dem Autor beobachtet. Morphologisch ist *A. suecica* an seinem wesentlich kräftigeren Habitus zu erkennen, physiologisch gehört die Art zu den Langtagpflanzen und verhält sich wie eine spätblühende Rasse von *Arabidopsis thaliana*, etwa wie unsere Rasse *Gr* (Graz).

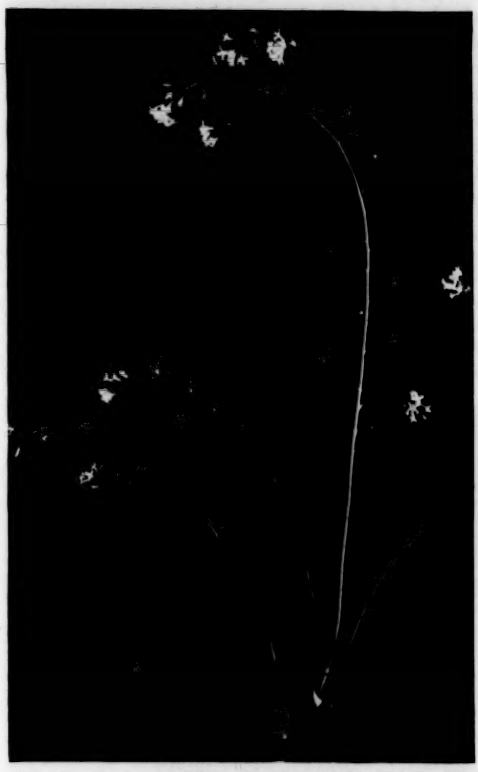


Abb. 7. *A. suecica* (*Fi*) × *thaliana* (*Di*). Steril. Mit Anomalien: untere Blüten mit Gynophor und Inflorescenz in den noch geschlossenen Schoten, oben an Stelle von 3 Blüten 3 Inflorescenzen

2. Der F_1-Bastard

Nach den ersten erfolgreichen Kreuzungsversuchen des Jahres 1945 wurde 1953 *A. suecica* (*Fi*) mit dem Pollen der beiden frühen *thaliana*-Rassen *La* (Landsberg a. d. Warthe) und *Ta* (Tabor), 1954 mit Pollen der frühen Rasse *Di* (Dijon) bestäubt; es wurden reichlich Bastardsamen erhalten. Diese sind gegenüber den *suecica*-Samen verkümmert, enthalten aber einen zwar kleinen, doch keimfähigen Embryo. Wenn man die Samen auf feuchtem Fließpapier in Petrischalen aussät, können nach ein paar Tagen die Embryonen leicht aus der Samenschale befreit werden. Sie keimen dann bald aus, ergrünen und entwickeln sich nach dem Pikieren in Schalen gut weiter.

Bei der reziproken Kreuzung entstehen zwar auch Früchte mit Samen, diese sind aber noch stärker verkümmert. Sie wurden bisher nicht zur Keimung gebracht. Es ist aber anzunehmen, daß es wie in anderen Fällen nur Ernährungsstörungen sind, die die Entwicklung des Bastardembryos auf der Mutterpflanze hemmen.

Morphologisch zeigt der Bastard deutliche Dominanz des *suecica*-Elters, sowohl was die Blattform, als auch was die Blütengröße anlangt. Auch die häufig bei *suecica* beobachtete Gynophorbildung und das Hervorsprossen neuer Blütenstände aus den Fruchtknoten findet sich bei dem F_1-Bastard wieder (Abb. 7).

In seinem blütenphysiologischen Verhalten schließt sich der Bastard eng an die Mutterpflanze an. Das geht deutlich aus den Versuchen von 1953—55 hervor (Tabelle 2).

Man erkennt, daß das Blühalter des *suecica*-Elters weitgehend dominant ist. Wenn bei der Spätaussaat im Herbst 1954 der Bastard *Fi* × *Di* sogar etwas später als *Fi* zur Blüte kam, so besagt das nichts in Anbetracht der langen Überwinterung im Gewächshaus, wo für völlig gleichartige Bedingungen der Schalen nicht garantiert werden kann.

Bei Bestäubung mit eigenem Pollen ist der Bastard völlig steril. Es ist das verständlich, wenn man den Pollen untersucht. Es finden sich *keine normalen* Körner: sie sind entweder geschrumpft oder auf dem Tetradenstadium stehengeblieben. Dabei mag die große Verschiedenheit der Chromosomenzahl der beiden Eltern mitsprechen. Bei *A. thaliana* ist n = 5 (Laibach 1907), bei *A. suecica* 13—14 (Manton 1932). Daß der Pollen des Bastards keimunfähig ist, zeigt sich auch, wenn man eine der Elternarten mit den Bastardpollen bestäubt. Man erhält dann nie Samen. Häufig kommt es auch vor, daß die Antheren des Bastards sich gar nicht öffnen. Hingegen läßt sich der Bastard *erfolgreich* mit den *Pollen* der beiden *Eltern* bestäuben. Ich erhielt mit Pollen der frühblühenden Rassen: *Di* von 410 Blüten 97 Früchte (23,8%), Li_5 von 388 Blüten 31 Früchte (7,9%) und En_1 von 305 Blüten 18 Früchte (5,7%).

Tabelle 2. *Blühalter der Eltern und des Bastards*

Pflanze	Aussaat	1. Blüte	Blühalter in Tagen
La	nach früheren Beobachtungen		~30
Fi	24.4.53	2. 8. 53	100
Fi × *La*	24.4.53	25. 7. 53	91
Di	23.10.54	11. 3. 54	138
Fi	23.10.54	1. 6. 54	222
Fi × *Di*	23.10.54	21. 6. 54	241
Di	23.3.55	21. 4. 55	29
Fi	23.3.55	29. 6. 55	98
Fi × *Di*	23.3.55	21. 6. 55	90
Fi × *Di*	7.6.55	2. 9. 55	87

Den Unterschied im Fruchtansatz nach Bestäubung mit den verschiedenen *thaliana*-Rassen möchte ich keine besondere Bedeutung zumessen. Dazu müßte man die Bestäubungen mit größerer Sorgfalt ausführen als es geschehen ist, d. h. sich bei jeder Bestäubung überzeugen, ob auch die Narbe genügend Pollen erhalten hat. Die Bestäubung des Bastards mit *suecica*-Pollen (Rasse *Fi*) ist offenbar nicht so häufig von Erfolg begleitet. Man erhält aber auch hier Fruchtansatz.

In beiden Fällen ist die Zahl der keimfähigen Samen pro Frucht nicht gerade groß. Kleine Früchte sind oft ganz samenlos. Doch wurden so viel Samen erhalten, daß die Rückkreuzungen in genügender Zahl aufgezogen werden konnten.

Es wäre von Interesse festzustellen, wieviel Blüten bei sorgfältiger Bestäubung mit viel Pollen des einen bzw. des anderen Elters Frucht-

ansatz und wieviel Samenanlagen einer Frucht keimfähige Samen ergeben. Derartige Versuche stehen noch aus.

3. Die Rückkreuzungen

Samen, die im Sommer 1954 von *Fi* × *La* nach Bestäubung mit En_1 und Li_5 und *Fi* × *La* nach Bestäubung mit *Fi* geerntet worden waren, wurden am 26. 3. 1955 ausgesät und keimten gut.

Im Rosettenstadium unterscheiden sich die (*Fi* × *La*) × En_1-Pflanzen und die (*Fi* × *La*) × Li_5-Pflanzen deutlich von den (*Fi* × *La*) × *Fi*-Pflanzen. Die Blätter der ersten zwei Rückkreuzungen mit *thaliana*-Pollen sind kleiner und weniger tief gezähnt als die der dritten mit *suecica*-Pollen, gleichen also mehr dem *thaliana*-Elter, während die dritten mehr dem *suecica*-Elter ähneln. Die ersten Blüten öffneten sich merkwürdigerweise bei allen Rückkreuzungen am gleichen Tag (20. 6. 55). Das Blühalter des *suecica*-Elters dominiert also auch bei den Rückkreuzungen, und zwar gleichgültig, ob mit dem frühblühenden *thaliana*- oder dem spätblühenden *suecica*-Elter rückgekreuzt worden war.

Tabelle 3. (*Fi* × *La*) × En_1

Pflanze	Zahl der Früchte	Zahl der guten Samen	Zahl der kleinen Samen	Gesamtzahl der Samen
1.	6	20	24	44
2.	12	135	21	156
3.	17	100	91	191
4.	20	270	56	326
	55	525	192	717
		9,5/Fr.	3,5/Fr.	13,0/Fr.

Tabelle 4. (*Fi* × *La*) × *Fi*

Nr. der Pflanze	Zahl der Früchte	Zahl der guten Samen	Zahl der kleinen Samen	Gesamtzahl der Samen
1.	8	51	10	61
2.	3	12	14	26
3.	8	49	10	59
	19	112	34	146
		5,9/Fr.	1,8/Fr.	7,7/Fr.

Am 20. 3. 1957 wurden Samen der Rückkreuzungen (*Fi* × *La*) × *Di* (I) und (*Fi* × *La*) × *Fi* (II) ausgesät. Die jungen Keimlinge wurden in zwei Schalen (⌀ 13 cm) pikiert. Die eine Schale mit der Rückkreuzung I enthielt 20 Pflanzen, die andere mit der Rückkreuzung II nur 10 Pflanzen, die sich wesentlich kräftiger entwickelten als die ersten und darin *A. suecica* gleichen. Auch diesmal zeigte sich kein Unterschied im Blühalter beider Rückkreuzungen. Die ersten Blütenanlagen wurden etwa Mitte Juni beobachtet.

In der Blütengröße unterscheiden sich die Rückkreuzungen nicht wesentlich, aber die Blüten eines jeden Stockes zeigen bei beiden Rückkreuzungen oft deutliche Größenunterschiede. Innerhalb der Inflorescenz sind die ersten Blüten, die sich schon oft öffnen, bevor die Pflanzen geschoßt sind, meist wesentlich größer als die späteren oder gar die

letzten. Sich selbst überlassen, setzen die Blüten beider Rückkreuzungen gut Frucht an. Im allgemeinen sind die Früchte der Rückkreuzung mit *thaliana* besser entwickelt als die mit *suecica*, auch entstehen mehr gute Samen (Tabellen 3—4).

Die Rückkreuzungen lassen sich auch wieder sämtlich erfolgreich mit *thaliana* und mit *suecica* kreuzen. Die Pflanzen sind bis jetzt aber noch nicht aufgezogen worden.

Bei der Bestäubung von (*Fi* × *La*) × *Fi* mit Pollen von *Fi* ist die Zahl der Samen etwas größer als bei Selbstbestäubung. In 10 Früchten wurden 85 gute und 40 kleinere (vielleicht nicht keimfähige) Samen gezählt.

Abb. 8. *A. suecica* (*Fi*) × *thaliana* (*Di*). Bei Sichtbarwerden der Blütenanlagen colchiciniert. Linker Ast 2n steril (1 Frucht allerdings normal mit guten Samen), rechter Ast 4n: fertil

4. Die Polyploidisierung des F_1-Bastards

Wenn man jungen Rosetten des F_1-Bastards, die kurz vor der Bildung von Blütenanlagen stehen oder solche schon gerade gebildet haben, mehrere Tage hintereinander täglich ein paar Stunden einen Wattebausch, der mit einer 0,1%igen Colchicinlösung getränkt ist, auflegt, dann wird die Hauptinflorescenz in ihrer Entwicklung gehemmt, oder sistiert. Wegen des Ausfalles der Apikaldominanz treiben die Seitenknospen bald aus. Unter den Trieben finden sich gar nicht selten der eine oder andere, dessen Blüten Fruchtansatz zeigen (Abb. 8).

Die Blüten dieser fertilen Seitentriebe sind deutlich größer als die der steril bleibenden. Ihre Petala messen etwa in der Länge 5 mm, in der Breite 2—2,75 mm gegenüber den sterilen Ästen, bei denen die Petala der Blüten nur 4,5 mm in der Länge und 1,75 mm in der Breite messen.

Wenn ein solcher Ast diese Abweichungen zeigt, dann entsteht aus fast jeder Blüte eine Frucht (Abb. 8). Die Anzahl der pro Frucht gebildeten Samen ist der Tabelle 5 zu entnehmen.

Die Spaltöffnungsgröße (Mittelrippe der Blattunterseite) beträgt:

a) bei normalen F_1-Ästen: Länge $7{,}3 \pm 0{,}18$ Teilstriche
Breite $5{,}7 \pm 0{,}11$ „

b) bei fertilen F_1-Ästen: Länge $9{,}1 \pm 0{,}18$ „
Breite $7{,}0 \pm 0{,}18$ „

(Obj. 7, Ok. 2, Leitz).

Der Größenunterschied ist, obwohl nur je 20 Spaltöffnungen gemessen wurden, signifikant.

Die Pollenmessungen ergaben für *A. thaliana* 7,4 ± 0,26 : 6,2 ± 0,1 Teilstriche. Für *A. suecica* 9,6 ± 0,19 : 8,3 ± 0,17 Teilstriche und für die fertilen Äste des Bastards *A. suecica* × *A. thaliana* (*Fi* × *Di*)

10,7 ± 0,22 : 8,8 ± 0,21 Teilstriche.

Die Pollen des sterilen F_1-Bastardes konnten nicht berücksichtigt werden, da sie geschrumpft sind. Die Größe des *suecica*-Pollens ist etwas kleiner als die des Pollens des fertilen Bastards, doch ist der Größenunterschied nicht gesichert, dagegen ist der *thaliana*-Pollen wesentlich kleiner. Die Größe der Spaltöffnungen sowie die des Pollens der fertilen F_1-Äste sprechen also auch dafür, daß sie durch die Colchicinbehandlung tetraploid geworden sind.

Tabelle 5. *Fi* × *Di (colchiciniert)*

Nr. der Pflanze	Zahl der Früchte	Zahl der guten Samen	Zahl der kleinen Samen	Gesamtzahl der Samen
1.	2	28	2	30
1.	10	134	13	147
1.	8	87	11	98
2.	7	86	4	90
	27	335	30	366
		12,4/Fr.	1,1/Fr.	13,5/Fr.

Die cytologische Untersuchung steht noch aus.

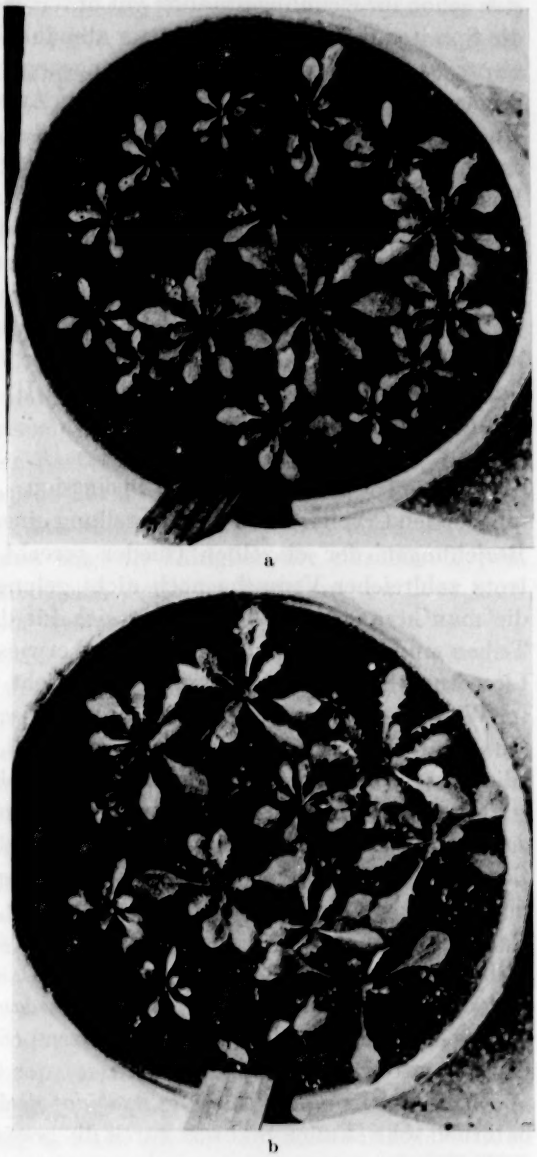
Samen, die von den fertilen Ästen der colchicinierten F_1-Bastarde geerntet worden waren, wurden am 7. 6. 55 ausgesät, gleichzeitig mit F_1-Samen; am 12. 6. (je eine Schale) bzw. 16. 6. 55 (wieder je eine Schale) wurden die Keimpflanzen pikiert.

Schon in der Größe der Keimblätter, erst recht aber in der der Rosettenblätter unterscheiden sich die F_1-Pflanzen von den aus den Samen der fertilen Äste der colchicinierten F_1-Pflanze entstandenen (Abb. 9a u. b). In der Blattentwicklung eilen die ersten den zweiten etwas voraus. Auch die Blütenbildung setzt etwas früher ein. Am 28. 8., also 82 Tage nach Aussaat, waren die Blütenanlagen bei jenen mit der Lupe (10×) gut zu erkennen, bei diesen noch nicht. Hier konnte das Sichtbarwerden der ersten Blütenanlagen erst am 2. 9. 55, also 5 Tage später, als sicher angesehen werden.

Der Fruchtansatz ist bei dem F_2-Bastard gut. Jede normal sich öffnende Blüte setzt Frucht an. Nur Blüten, die infolge ungünstiger Bedingungen im Knospenzustand verharren, bringen keine samenhaltigen Früchte hervor, wenn auch die Fruchtknoten sich etwas vergrößern. Die Früchte sind nicht so groß wie die von *A. suecica:* während letztere (bei Kultur in Schalen von ⌀ 13 cm mit 10 Pflanzen) häufig eine Länge von 2,5 cm und mehr erreichen, ist die größte bei der F_2 gemessene Länge 1,7 cm, oft sind sie aber kleiner, 0,3—0,8 cm. Dementsprechend ist auch die Zahl der Samen pro Frucht sehr verschieden.

bei manchen großen Früchten wurden bis zu 23 gute Samen geerntet, während kleine Früchte viel weniger, oft nur 1 Samen enthielten. In 25 am 18. 8. 57 geernteten Früchten wurden 105 gute (4,2/Fr.) und 30 schlechte (1,2/Fr.) Samen gezählt.

Wenn auch die cytologische Untersuchung noch fehlt, so kann doch schon die Tetraploidierung des F_1-Bastards zwischen *A. suecica* und *A. thaliana* als gelungen gelten.



a

b

Abb. 9 a u. b. *A. suecica* (*Fi*) × *thaliana* (*Di*). Gleichalte Pflanzen im Rosettenzustand, a 2n Bastard. b 4n-Bastard

IV. Ein weiterer Bastard

Von *Arabidopsis*-Arten habe ich bis jetzt keine anderen für Kreuzungsversuche zur Verfügung gehabt als *A. thaliana* und *A. suecica*.

Da heute die Gattung *Cardaminopsis* (C. A. Meyer) Hayek als am nächsten mit *Arabidopsis* verwandt gilt und *C. arenosa* (L.) Hay. große Ähnlichkeit mit *A. suecica* hat, versuchte ich diese beiden Arten miteinander zu kreuzen. Die ersten Kreuzungen wurden mit der im Herbst 1956 ausgesäten und im Frühjahr 1957 zur Blüte gelangenden Rasse *Fi* (Finnland) von *A. suecica* und der aus dem unteren Lahntal stammenden Rasse *Lau* (Laurenburg) von *C. arenosa* ausgeführt. In beiden Richtungen wurde Fruchtansatz erhalten. Die Samen wurden anfangs Juli

ausgesät. Schon an den Keimlingen konnte mit Sicherheit die Bastardnatur nachgewiesen werden. Die Eltern *A. suecica* und *C. arenosa* lassen sich schon im Keimlingsstadium gut unterscheiden. Bei der ersten gehen die Spreiten der ersten Laubblätter allmählich in den Blattstiel über, bei *C. arenosa* sind sie plötzlich zusammengezogen. Die gleichen Unterschiede zeigen übrigens auch die Petala beider Arten. Vor allem aber ist der Unterschied in der Behaarung deutlich. *A. suecica* hat auf der Oberseite der ersten Blätter größere, aber weniger Haare als *C. arenosa*. Der Bastard *C. arenosa* × *A. suecica* nimmt etwa die Mitte ein. Auf die gleiche Weise konnte auch schon im Keimlingsstadium der reziproke Bastard *A. suecica* × *C. arenosa* als solcher erkannt werden. Zur Blüte werden die Bastarde in diesem Jahre nicht mehr gelangen. Ihre weitere Untersuchung kann daher erst im nächsten Jahr stattfinden. Bei Selbstbestäubung setzt *C. arenosa* übrigens keine Frucht an. Die Art ist wie *Cardamine pratensis*, mit der sie ja (nach HAYEK) in dieselbe Subtribus gehört, *selbststeril* (vgl. Abb. 4)[1].

V. Diskussion

Bei den Cruciferen ist die Aufstellung einer den verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Glieder gerecht werdenden Klassifikation trotz zahlreicher Versuche noch nicht gelungen. Alle Einzelmerkmale, die man herangezogen hat, haben sich für die Abgrenzung natürlicher Triben und Subtriben als ungeeignet erwiesen. Auf die umfangreiche Literatur über dieses Problem sei hier nicht näher eingegangen.

Was unsere Versuchsobjekte anlangt, so scheint das von HAYEK (1911) als wichtig herangezogene Merkmal, die Verschiedenheit der Idioblasten, den verwandtschaftlichen Beziehungen am besten gerecht zu werden. HAYEK stellt die beiden Gattungen *Arabidopsis* und *Cardaminopsis* wegen des Besitzes von Leptomidioblasten in die Subtribus Cardaminae, die Gattung *Arabis* dagegen wegen des Besitzes von Mesophyllidioblasten in die Subtribus Arabidinae. Wenn man die Lage der Radicula im Embryo in erster Linie berücksichtigen würde, wie das in früheren Systemen geschieht (z. B. DE CANDOLLE 1821), würde die Gattung *Arabidopsis* von der Gattung *Cardaminopsis* weit getrennt: die erste gehörte in die Subordo Notorrhizeae (Sisymbrieae), die zweite in die Subordo *Pleurorrhizeae (Arabideae)* der Ordo *Cruciferae*.

Nach HAYEK ist die Gattung *Arabidopsis* der Gattung *Cardaminopsis* habituell sehr ähnlich und nur durch die gewölbten Schotenklappen und

[1] *Anm. b. d. 1. Korrekt.:* Auf eine Anfrage bei Herrn Kollegen STRAUB, ob ihm etwas über die Selbststerilität von *Cardaminopsis arenosa* (L.) HAY. aus der Literatur bekannt sei, teilte er mir unter dem 17. 12. 1957 mit, daß Fräulein Dr. KROH im Kölner Institut im vergangenen Jahr eine große Anzahl von Cruciferen auf Selbststerilität bei gleichzeitiger leichter vegetativer Vermehrbarkeit untersucht habe und sich dabei *Arabis arenosa* als am geeignetsten für die geplante Untersuchung über den Chemismus der Selbststerilitätsreaktion erwiesen hätte.

die kugeligen Samen mit rückenwurzeligem Keimling verschieden; er hält ihre *nahe Verwandtschaft daher für sehr wahrscheinlich.*

O. E. Schulz (1924) fügt der Beschreibung von *Arabidopsis suecica* im „Pflanzenreich", Heft 86, S. 276, die Adnota bei: „Species habitu Arabidi arenosae (L.) Scop. similis, sed fabrica siliquarum seminumque faciliter distingitur." Für die große Ähnlichkeit beider Arten spricht auch, daß *Arabis suecica* Fries als Synonym sowohl von *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hay. als auch von *Arabidopsis suecica* (Fries) J. P. Norrlin aufgeführt wird.

Bemerkenswert ist ferner, daß mir sowohl aus Finnland als auch aus Schweden die Samen von *Arabidopsis suecica* unter der Bezeichnung *Cardaminopsis suecica* gesandt wurden.

Nachdem es gelungen ist, reziproke Bastarde zwischen beiden Arten herzustellen, erscheint die Umbenennung der *A. suecica* in *C. suecica* noch mehr gerechtfertigt. Gewiß gilt auch heute noch der Satz Focke s (1881, S. 456): „Eine Umgrenzung der Gattungen in der Weise, daß alle Arten, welche untereinander Bastarde zu liefern vermögen, in dieselbe Gattung gestellt werden, würde höchst unnatürlich sein." Es gilt aber auch der auf der nächsten Seite seiner „Pflanzen-Mischlinge" stehende Satz: „Im großen und ganzen zeigt die Fähigkeit der einzelnen Typen, sich gegenseitig zu befruchten, eine deutliche Beziehung zu ihrer morphologischen Ähnlichkeit und systematischen Verwandtschaft."

Wenn man also beides, die große habituelle Ähnlichkeit zwischen *A. suecica* und *C. arenosa* und die Kreuzbarkeit beider Arten berücksichtigt, dann scheint es mir angebracht, beide in einer Gattung zusammenzufassen. Die etwas verschiedene Form der Früchte und Samen reicht ebensowenig wie die Lage der Radicula zu den Kotyledonen als Gattungsmerkmal aus. Über den letzten Punkt schreibt z. B. Hegi (Flora, Bd. IV, 1. Teil, S. 64): „Daß auch die relative Lage von Würzelchen und Keimblättern im Samen unter Umständen kein zuverlässiges systematisches Merkmal abgibt, lehren z. B. folgende Gattungen und Arten, bei denen ein Schwanken zwischen Notorrhizie und Pleurorrhizie zu konstatieren ist: *Kernera saxatilis* (Fig. 746 m, n), *Hutchinsia alpina*, *Capsella procumbens*, *Lobularia maritima*, *Petrocallis Pyrenaica* (schon 1826 von Monard beobachtet), *Isatis*, *Aethionema*, *Cacile*, *Cheiranthus Cheiri*, *Cardamine*, *Roripa*, *Cochlearia*." Was in diesem Punkte die Gattung *Cardaminopsis* anlangt, so gibt zwar Hayek (1911, S. 201) in seiner Diagnose der Gattung nur an: „Keimling seitenwurzelig", O. E. Schulz dagegen in den „Natürlichen Pflanzenfamilien", Bd. 17 (Cruciferae), nennt ihn „seitenwurzelig, seltener rückenwurzelig".

Wie ich eingangs erwähnte, erhielt ich die *A. suecica*-Samen aus Finnland und Schweden unter der Bezeichnung *Cardaminopsis suecica*. Der Name stammt von Hiitonen, der in seiner Flora von Finnland (Suomen kasvio 1933, S. 401) die Art als *Arabis suecica* Fr. beschrieben

und als Synonym *Cardaminopsis suecica* (FR.) HIIT. angeführt hat. Unter dem letzten Namen geht die Art seitdem bei den meisten nordischen Botanikern.

In den Floren wird *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. gewöhnlich als sommer- und winterannuell bezeichnet. Nach meinen 20jährigen Erfahrungen mit vielen Herkünften ist das richtig.

Die sommerannuellen Rassen unterscheiden sich untereinander, wenn sie unter konstanten Bedingungen gezogen werden, durch ihr verschiedenes Blühalter. Man kann sie in frühe, mittlere und späte Rassen einteilen (LAIBACH 1951). Letztere stellen einen Übergang zu den winterannuellen Rassen dar. Diese können unter konstanten Bedingungen auch ohne Kältebehandlung zur Blüte gelangen, allerdings meist nur „gequält" (vgl. Abb. 2). Sie haben Kältebehandlung nicht unbedingt nötig, sondern werden durch sie nur in der Blühwilligkeit *gefördert*, im Gegensatz zu den zweijährigen und manchen mehrjährigen Pflanzen, die zum Blühen einer Kältebehandlung *bedürfen*.

Es gibt also in bezug auf die Abhängigkeit der Blütenbildung von Kälteeinwirkung 3 Kategorien von Langtagpflanzen: kälteunabhängige, kältegeförderte und kältebedürftige, wobei in jeder Kategorie hapaxanthe und pollakanthe Pflanzen vorkommen (LAIBACH u. ZENKER 1954)[1]. Bisher pflegte man von den kältegeförderten Pflanzen meist nur die Lebensform der winterannuellen und von den kältebedürftigen die der Zweijährigen zu berücksichtigen. Es scheint mir aber richtiger, sich bei Jarowisationsuntersuchungen nicht zu sehr auf diese beiden Lebensformen zu beschränken, sondern möglichst alle, auch die bisher stiefmütterlich behandelten: die Sommerannuellen und Perennen und solche, wie die von BÖCHER u. Mitarb. (1955) aufgefundenen Zweijährigen, die im 1. und 2. Jahr blühen *(Arabis holboellii)*, und Pauciennen, die drei Jahre alt werden und in jedem Jahr blühen können *(Calamintha acinos)* heranzuziehen, und zwar nicht nur, weil ich mich der Auffassung der dänischen Autoren anschließe, „that the experimental methods now so much used in botanic research will soon bring about a recasting of the lifeform classes", sondern weil man nur so der Gefahr entgeht, das bei einer Lebensform gefundene Verhalten als auch gültig für andere zu betrachten.

Von meinen *A. thaliana*-Rassen haben sich die *nördlichen* Herkünfte fast alle als winterannuelle oder sommerannuelle mit hohem Blühalter erwiesen (vgl. hierzu LAIBACH 1940). In diesem Frühjahr (Februar) wurden gleichzeitig mit *St* (Stockholm) die neuen nördlichen Rassen *Kru* (Krusenberg, Schweden; leg. O. DAHLGREN), *Öst* (Östhammar, Schweden, leg. E. ALMQUIST) und *Te* (Tenala, Finnland, leg. R. COLLANDER) aus-

[1] LANG (1954) nennt diese Feststellung (in Parenthese) „*recht unergiebig*" (von mir entklammert und gesperrt). Er verzichtet auf einen Kommentar zu dieser Behauptung. Wir auch.

gesät. Die Aussaat von *Øy* (Øystese, Norwegen, Hardanger Fjord; leg. ipse) wurde erst Mitte Juli vorgenommen.

Von den neuen Rassen erwiesen sich *Kru* und *Öst* als winterannuell, *Te* als nicht so ausgesprochen winterannuell als die übrigen, da eine ganze Reihe von Pflanzen schon im Laufe des Sommers, wenn auch nur sehr unwillig, zur Blütenbildung überging. Von 14 Pflanzen schoßten 10, die kurzen Haupttriebe bildeten wenig Blüten, die Seitentriebe wuchsen zu Rosetten aus (Abb. 2).

Von *A. suecica* sind die finnischen Herkünfte *Fi* (Finnland), Fi_1 ($Finnland_1$) und *Fe* (Fennia) ebenso wie eine schwedische Herkunft Su_1 ($Suecia_1$) sommerannuell, aber spätblühend, während *Su* (Suecia) offenbar winterannuell oder zweijährig ist; sie kam im ersten Jahr nur nach Behandlung mit Gibberellin zum Schossen, aber nicht zum Blühen[1].

A. arenosa (L.) ist pollakanth. Sie blüht hier im Lahntal von Ende März und vereinzelt bis in den August hinein. Manche Axillaren des Haupttriebes werden meist nicht zu Blütensprossen, sondern bleiben vegetativ. Sie überwintern im Rosettenstadium und gehen erst im folgenden Jahr zur Blütenbildung über. Wieviel Jahre sich das fortsetzen kann, konnte ich noch nicht untersuchen, mindestens aber drei Jahre. Ob die Form aus dem Lahntal schon im ersten Jahr blüht, weiß ich noch nicht. Von den schwedischen Herkünften zeigte *Upp* im Gewächshaus nach Aussaat am 10. 2. 57 die ersten Blütenanlagen am 15. 6., und anfangs August hatten alle 6 Pflanzen einer Schale Blütenanlagen oder begannen zu blühen. Auch *Gim* (Gima) kommt im ersten Jahr schon zur Blüte, aber erst später und nicht 100%ig wie *Upp*, während *Hab* (Haberga) im Rosettenstadium verharrt und sich nur mit Gibberellin zum Schossen und Blühen bringen ließ.

Die F_1-Bastarde zwischen frühen sommereinjährigen *thaliana*-Rassen und der spätblühenden *A. suecica* sind Spätblüher. Das war auch nach den Untersuchungen von Härer (1947) über Kreuzungen zwischen früh- und spätblühenden *thaliana*-Rassen nicht anders zu erwarten. Wie sich die Mehrjährigkeit der *C. arenosa* vererbt, bleibt abzuwarten. Nach meinen Erfahrungen mit dem Bastard zwischen dem ausdauernden *Coleus blumei* und dem einjährigen *C. frederici* (Laibach 1947) ist anzunehmen, daß die Mehrjährigkeit dominant ist, daß also der Bastard *C. arenosa* × *A. suecica* sich durch Erneuerungstriebe in der vegetativ bleibenden Basalzone nach der Blühperiode am Leben erhält.

Die Kreuzungen zwischen *A. suecica* und *A. thaliana* gelingen nur dann, wenn die größersamige Art *(suecica)* Mutter ist. Der Fall liegt also ebenso wie bei dem *Raphanus* × *Brassica*-Bastard (Sageret 1826, Karpechenko 1927), der auch nur in den größeren Rettichsamen sich normal entwickeln kann, und ähnlich wie bei unseren Leinbastarden

[1] Vgl. Fußnote S. 153.

(LAIBACH 1925, FISCHBACH 1933), bei denen der Embryo des Bastards zwischen *Linum perenne* und *L. austriacum* und zwischen *L. hirsutum* und *L. viscosum* sich wesentlich besser in den größeren Samen der ersten Art entwickelt. Merkwürdigerweise erhält man aber von dem Bastard zwischen *C. arenosa* und *A. suecica* keimfähige Samen, gleichgültig, ob die größersamige *C. arenosa* oder die kleinersamige *A. suecica* Mutter ist.

Man hat auch gefunden, daß eine Bastardierung zwischen Arten mit verschiedenem Chromosomensatz nur gelingt, wenn die Art mit der größeren Chromosomenzahl Mutter ist. Das gilt auch für den *A. suecica* × *thaliana*-Bastard. *A. thaliana* hat n = 5 Chromosomen (LAIBACH 1907), *A. suecica* hat 13—14 (MANTON 1932); *C. arenosa* hat 14 Chromosomen wie *A. suecica* (MATTICK 1949, s. TISCHLER 1950, S. 64, Nr. 754). Der Bastard *A. suecica* × *thaliana* gehört zu den Bastarden, die weiblich fertil, aber männlich völlig steril sind. Es ist das ein den alten Bastardforschern wie GÄRTNER schon bekannter Fall und ist auch später vielfach beobachtet worden. RENNER (1929, S. 657) meint, daß dies wohl auf die Schwierigkeit der Ernährung der Pollenkörner zurückzuführen ist, die sich anders als die Embryosäcke lange vor der völligen Ausbildung aus dem Gewebeverband lösen. Daß aber auch das Gegenteil beobachtet worden ist, daß also der Bastardpollen nicht die eigenen, aber die Samenanlagen der Eltern befruchten kann, ist ihm bekannt.

Bastarde sind vielfach männlich und weiblich steril, setzen also weder bei Selbstbestäubung noch bei Bestäubung mit den Pollen der Eltern Frucht an, noch können sie die Eltern erfolgreich bestäuben. Das ist vielleicht der häufigste Fall. Wir haben einen solchen Bastard zwischen *Coleus frederici* und *Coleus blumei* hergestellt; erst nach Polyploidisierung bildet er fertile Samenanlagen und Pollenkörner aus (LAIBACH 1947). Die Ursachen der Pollensterilität bei dem *A. suecica* × *thaliana*-Bastard wurden noch nicht näher untersucht. Doch kommt es meist noch zur Bildung von Pollenkörnern. Vielfach bricht aber die Entwicklung schon im Tetradenstadium ab. Die Rückkreuzungen sind fertil, gleichgültig, ob mit dem Pollen von *A. suecica* oder *A. thaliana* rückgekreuzt worden ist. Durch Tetraploidisierung wird der Bastard fertil und setzt spontan aus jeder gut entwickelten Blüte Frucht mit keimfähigen Samen an.

Bei dem tetraploiden Bastard *A. suecica* × *thaliana* habe ich die merkwürdigen, bei der Mutter häufigen Blütendurchwachsungen bisher nicht beobachtet, wohl aber bei den Rückkreuzungen des 2n-F_1-Bastards mit den Eltern. Bei *C. arenosa* wurden noch keine Blütenanomalien beobachtet, bei *A. thaliana* zeigte nur die Rasse Ei_5 teratologische Blüten. Bei Ei_5 handelt es sich um eine Zwergrasse mit kleinen Schoten; sie bildet besonders bei ungünstiger Witterung, bei wenig Sonne im Gewächshaus, viele verweiblichte Blüten. Vor allem im Spätherbst zeigen die Endblüten eines Blütenstandes oft die absonderlichsten Blüten mit karpellähnlicher Abwandlung der Staubblätter und Kelchblätter. Bei

Kreuzung mit einer normalen Rasse wurden der Zwergwuchs und die Anomalien der Blüten recessiv vererbt, in der F_2 traten Spaltungen auf. Doch reichen die Zahlen nicht aus, um das Spaltungsverhältnis sicherzustellen.

Die Untersuchungen werden fortgesetzt zugleich mit denen über den Erbgang der anomalen *suecica*-Rassen. Auch fehlt noch die cytologische Untersuchung des Materials.

Zusammenfassung

1. Der Bastard *Arabidopsis suecica* (Fr.) Norrl. × *Arabidopsis thaliana* (L.) Heyn. wurde hergestellt.

2. Er gelingt vorläufig nur in der einen Richtung, und zwar dann, wenn die Art mit den größeren Samen *(suecica)* Mutter ist.

3. Der Bastard ist pollensteril: weder nach Selbstbestäubung noch nach Bestäubung der Eltern mit dem Bastardpollen tritt Befruchtung ein.

4. Dagegen läßt sich der Bastard mit beiden Eltern rückkreuzen, seine Samenanlagen sind also, wenigstens z. T., befruchtungsfähig.

5. Die Rückkreuzungen bilden bei Selbstbestäubung und bei Kreuzung mit den Eltern samenhaltige Früchte aus.

6. Durch Colchicinierung blühreifer Rosetten des F_1-Bastards wurde der Haupttrieb im Wachstum sistiert; von den dann infolge Fehlens der Apikaldominanz austreibenden Seitenästen waren einzelne voll fertil. Die Spaltöffnungen dieser Triebe waren größer, ebenso die Petala, und die Antheren enthielten in einem hohen Prozentsatz guten Pollen, der in der Größe den von *thaliana* weit übertrifft und auch etwas größer zu sein scheint als der von *A. suecica*. Danach ist anzunehmen, daß diese fertilen Äste tetraploid geworden sind.

7. Die aus dem Samen der fertilen Äste des F_1-Bastardes gezogene F_2-Generation ist ebenfalls fertil; bei Selbstbestäubung setzt sozusagen jede Blüte Frucht an.

8. Auch zwischen *A. suecica* und *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hay. gelingt die Bastardierung, und zwar in beiden Richtungen gleich gut. Dabei hat *C. arenosa* die größeren Samen.

9. Bei Kreuzung der sommerannuellen, spätblühenden Rasse *Fi* von *A. suecica* mit sommerannuellen, frühblühenden Rassen von *A. thaliana* (*La*, *En*$_1$, *Di*) dominiert in der F_1-Generation das Merkmal spätblühend. Wie der Langtagcharakter und das hohe Blühalter der pauciennen *C. arenosa* vererbt werden, kann erst im kommenden Jahr festgestellt werden.

Nachtrag bei der Korrektur: Im Dezemberheft des Bull. Jard. Bot. Bruxelles, Bd. **27**/4, S. 591—604 (1957) ist eine Arbeit von N. Hylander erschienen, betitelt: „Cardaminopsis suecica (Fr.) Hiit., a northern amphidiploid species". Auf Grund genauer morphologischer Untersuchungen und Arealstudien sowie der Auswertung der cytologischen Ergebnisse kommt der Autor zu der Auffassung, daß *Cardaminopsis suecica* (= *Arabidopsis suecica* [Fr.] Norrl.) ein Amphidiploid von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heyn. und *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hay. ist. *A. thaliana* hat die diploide Chromosomenzahl 10; *C. arenosa* soll nach neueren Untersuchungen

32, *C. suecica* 26 Chromosomen besitzen. *C. arenosa* ist offenbar eine tetraploide Form (4n = 32). Die Chromosomenzahl von *C. suecica* könnte daher durch Verdoppelung der Chromosomen eines Bastards zwischen *A. thaliana* (n = 5) und einer diploiden Form von *C. arenosa* (n = 8) zustande gekommen sein.

Für diese Auffassung spricht unser Befund, daß sich *C. suecica* sowohl mit *A. thaliana* als auch mit *C. arenosa* kreuzen läßt, dagegen, daß eine Kreuzung zwischen *C. arenosa* und *A. thaliana* nach unseren bisherigen Erfahrungen nicht möglich ist. Das gilt wenigstens für die rosablühende Form von *C. arenosa*, die weißblühende var. *peregrina* Lawarée, die wegen der Blütenfarbe allein als die eine Komponente von *C. suecica* in Betracht käme, muß noch geprüft werden.

Literatur

Böcher, T. W., K. Larsen and K. Rahn: Experimental and cytological studies on plant species II. Trifolium arvense and some other pauciennal herbs. Dan. Biol. Skr. **8**, Nr 3, 1—31 (1955). — Fischbach, K.: Untersuchungen an den heterostylen Leinarten *Linum hirsutum* und *Linum viscosum* und ihren Bastarden. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **65**, 180—242 (1953). — Härer, Luise: Die Vererbung des Blühalters früher und später sommereinjähriger Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Fiat Rep. **1947**, No 1090, 1—27. — Hayek, A. v.: Flora der Steiermark, Bd. I. 1908. — Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. Bot. Zbl., Abt. I **27**, 127—335 (1911). — Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Bd. IV, Teil 1. 1919. — Holl, F., u. G. Heynhold: Flora von Sachsen. Bd. I. 1842. — Karpechenko, G. D.: Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Tr. Prikl. Bot., Genetike I Selek. **17** (3), 305—410 (1927). [Russisch.] — Englisch in: Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **48**, 1—85 (1928). — Laibach, F.: Zur Frage der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Bot. Zbl., Abt. I **27**, 5—24 (1907). — Das Taubwerden der Bastardsamen und die künstliche Aufzucht früh absterbender Bastardembryonen. Z. Bot. **27**, 417—459 (1925). — Die Ursachen der Blütenbildung und das Blühhormon. Natur u. Volk **70**, 55—65 (1940). — Kreuzungen zwischen *Coleus*-Arten vom Lang- und Kurztagtyp. Fiat Rep. **1947**, No 1135, 1—20. — Über sommer- und winterannuelle Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Beitr. Biol. Pflanz. **28**, 173—210 (1951). — Laibach, F., u. Adele Zenker: Zur Kältebeeinflussung der Blütenbildung bei Langtagpflanzen. Kurze Mitt. Planta (Berl.) **43**, 250—252 (1953). — Lang, A.: Kurzes Referat über die vorhergehende Arbeit. Ber. wiss. Biol. **92**, 73 (1954). — Manton, J.: Introduction to the general cytology of the Cruciferae. Ann. Bot. (Lond.) **46**, 509—556 (1932). — Renner, O.: Artbastarde bei Pflanzen. In Handbuch für Vererbungswissenschaft, herausgeg. von E. Baur u. M. Hartmann, Bd. II, S. 1—16. 1929. — Sageret, A.: Considérations sur la production des Hybrides, des Variants, et des Variétés en général, et sur celles de la famille des Cucurbitacées en particulier. Ann. Sci. natur. (Paris) **8**, 294—314 (1826). — Schulz, O. E.: Cruciferae-Sisymbrieae. In A. Engler, Pflanzenreich, H. 86. (IV. 105) 1924. — Cruciferae in A. Engler u. K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 17a. 1936. — Tischler, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 's-Gravenhage 1950. — Zenker, Adele: Jarowisationsuntersuchungen an sommerannuellen Arabidopsis-Rassen. Beitr. Biol. Pflanz. **32**, 135—170 (1955).

Prof. Dr. F. Laibach, Biologisches Forschungsinstitut,
Limburg a. d. Lahn

Planta, Bd. 51, S. 167—172 (1958)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN EINFLUSS VON SUBSTRATZUFUHR AUF DEN ABBAU ZELLEIGENEN MATERIALS BEI C^{14}-MARKIERTER CHLORELLA*

Von

OTTO KANDLER

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 18. November 1957)

Der oxydativen Assimilation von Glucose und organischen Säuren wurde in letzter Zeit immer mehr Aufmerksamkeit geschenkt (MYERS 1947, TAYLOR 1950, SYRETT 1951, KANDLER 1954, 1955, KANDLER und FRANK 1956, BERGMANN 1955, DANIEL 1956, SCHLEGEL 1956). Bei Bilanzversuchen war dabei immer wieder zu überlegen, ob auch nach Zugabe von Substrat zelleigenes Material mit unveränderter Geschwindigkeit zu CO_2 abgebaut wird oder ob ausschließlich das zugesetzte Substrat als CO_2-Quelle dient. So kamen TAYLOR 1950 und SYRETT 1951 auf Grund ihrer Versuche zu einer Bejahung der zweiten Alternative, während KANDLER 1954 und WILNER und CLIFTON 1954 (Versuche mit *Bac. subtilis*) die erste Anschauung für wahrscheinlich hielten.

Bisher liegen 2 Versuche zur direkten Klärung dieser Frage vor. 1. Von PIRSON u. Mitarb. 1955, die C^{13}-markierte Algen mit Glucose versetzten und nach einem 6 Std-Intervall den Isotopengehalt des Atmungs-CO_2 bestimmten. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß mit Glucose 30% mehr zelleigenes Material zu CO_2 oxydiert wurde als in der substratfreien Kontrolle. 2. Von V. MOSES und SYRETT (1955), die mit C^{14}-markierten Algen in ähnlicher Weise arbeiteten und entweder gar keine oder nur eine geringe Erhöhung der Abgabe von markiertem CO_2 bei Glucosezusatz fanden. In diesen Versuchen ist die Dauer der Einwirkung nicht angegeben.

Im folgenden sollen einige entsprechende Versuche mit C^{14}-markierten Algen mitgeteilt werden, die besonders auf die Berücksichtigung der Zeitabhängigkeit der Glucosewirkung abgestellt sind.

Material und Methode

Alle Versuche wurden mit dem schon früher verwendeten Stamm *Chlorella pyrenoidosa* (KANDLER 1954) ausgeführt. Auch Kultur- und Ernteverfahren entsprechen den dort beschriebenen Verhältnissen.

* Herrn Prof. Dr. OTTO RENNER zum 75. Geburtstag in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.

Zur Markierung der Algen wurden 50 ml einer dichten Suspension (rund 4 mg Trockengewicht/ml in Nährlösung) in einem 1 LiterErlenmeyerkolben mit 0,3 ml m/100 $KHC^{14}O_3$ spezifische Aktivität 20 mC/mM versetzt und nach luftdichtem Verschluß des Kolbens unter Schütteln abwechselnd 1 Std mit einer Tischlampe (rund 5000 Lux) belichtet bzw. verdunkelt. Nach 3maligem Wechsel wurde eine 8stündige Dunkelperiode eingeschaltet, der eine 3stündige Lichtperiode folgte, in der das inzwischen angesammelte CO_2 wieder vollständig reassimiliert wurde (Kontrolle der Aktivität des Gasraumes verlief negativ). Dann wurden die Algen 2mal auf der Zentrifuge gewaschen und in m/30 Phosphatpuffer p_H 5,6 in der für den Versuch nötigen Dichte (rund 7 mg Trockengewicht/ml) suspendiert. Wie die Tabelle 1 zeigt, bleibt die spezifische Aktivität des Atmungs-CO_2 (IPM*/mm^3 CO_2) über viele Stunden konstant. Daraus geht hervor, daß alle am Atmungsstoffwechsel beteiligten Substanzen durch die gewählte Behandlung gleichmäßig markiert sind.

Zur Messung der Radioaktivität dienten ein Strahlungsmeßgerät FH 49 und ein Methandurchflußzähler FH 51. Die 0,5 n KOH, in der das $C^{14}O_2$ absorbiert war, wurde in Portionen von je 50 λ auf 4 cm^2 großen Kupferplättchen ausgeschmiert. Da das starke Alkali sehr hygroskopisch war, wurden die Plättchen vor dem Einbringen in den Probenwechsel nochmals auf eine 110° C heiße Heizplatte aufgelegt und noch warm in den Vorspülraum gebracht. Zur Überprüfung, ob tatsächlich die Bedingung der „unendlich dünnen Schicht" gegeben war, wurden in einigen Versuchen Mengen von 20—100 λ ausgeschmiert. Bis 70 λ ergab sich strenge Linearität zwischen Menge und Impulszahl. Von allen zu messenden Proben wurden jeweils 3 Plättchen angefertigt und die Mittelwerte den folgenden Tabellen zugrunde gelegt.

Versuchsergebnisse und Diskussion

a) Einfluß von Glucose auf die „endogene Atmung". Je 2 ml C^{14}-markierte Algen wurden in den Hauptraum kegelförmiger Atmungströge der Warburgapparatur gegeben. Der Mitteleinsatz enthielt 0,5 ml 0,5 n KOH, der seitliche Kipper 0,5 ml 5 n H_2SO_4. In der Hälfte der Proben war den Algen Glucose in einer Endkonzentration von 1% zugesetzt. Ein Gefäß jeder Gruppe enthielt keine KOH und wurde bis zum Ende des Gesamtversuches mitgeführt. Aus den Ablesungen der Druckänderungen in den Gefäßen mit und ohne KOH konnte dann in üblicher Weise O_2-Verbrauch und CO_2-Produktion berechnet werden. Nach dem Temperaturausgleich und Schließen der Manometer wurde in je einem Gefäß mit und ohne Glucosezusatz die Säure in den Hauptraum gekippt und nach weiteren 10 min die Radioaktivität in der Lauge bestimmt. Dieser Ausgangswert wurde von den später gemessenen Werten jeweils in Abzug gebracht. Nach 1, 2, 4, 5 bzw. 6 Std wurde bei je einem Gefäß mit und ohne Glucose die Säure eingekippt und wiederum 10 min später die Aktivität des in der Lauge absorbierten Atmungs-CO_2 bestimmt.

Die Ergebnisse sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengefaßt. Ohne Glucose bleibt die spezifische Aktivität des CO_2 mit 78 IPM/mm^3 CO_2

* IPM = Impulse je Minute.

Tabelle 1a. *Gesamt-O_2-Verbrauch bzw. CO_2-Produktion und C^{14}-Abgabe von je 2 ml C^{14}-markierter Chlorellen in 1—6 Std*

	Ohne Substrat					+ 1 % Glucose						
	$-O_2$ mm³	RQ	CO_2 mm³	IPM	IPM mm³ CO_2	$-O_2$ mm³	RQ	CO_2 mm³	IPM	IPM mm³ CO_2	CO_2 endogen	CO_2 exogen
1. Std	82	0,98	81	6200	76,5	264	1,05	270	16300	60,0	209	61
2. Std	147	0,95	140	11200	80,0	552	1,1	610	24300	40,0	312	298
4. Std	274	0,93	255	19700	77,0	1189	1,20	1425	34700	24,5	445	980
5. Std	334	0,92	308	24000	78,0	1492	1,25	1870	37500	20,0	480	1390
6. Std	392	0,92	360	27800	77,0	1800	1,28	2320	39000	16,7	500	1820

Tabelle 1b. *Werte aus Tabelle 1a auf die Zeiteinheit (Std) bezogen*

	Ohne Substrat			+ 1 % Glucose				
	$-O_2$ je Std	CO_2 je Std	IPM je Std	$-O_2$ je Std	CO_2 je Std	IPM je Std	CO_2 end. Std	CO_2 ex. Std
1. Std	82	81	6200	264	270	16300	209	61
2. Std	65	59	5000	288	340	8000	103	237
3. u. 4. Std	63,5	57,5	4250	313	407	5200	66,5	341
5. Std	60,0	53,0	4300	303	445	2800	35,0	410
6. Std	58,0	52,0	3800	308	450	1000	20,0	433

Tabelle 2a. *Gasstoffwechsel C^{14}-markierter Algen mit Zusatz von $0{,}2 \cdot 10^{-4}$ m DNP. Kontrollwerte ohne DNP, Tabelle 1a u. b*

	Ohne Substrat					+ Glucose						
	$-O_2$	RQ	CO_2	IPM	IPM mm³ CO_2	$-O_2$	RQ	CO_2	IPM	IPM mm³ CO_2	CO_2 endogen	CO_2 exogen
2. Std	251	1,05	264	21000	79,0	522	1,1	575	28500	50,0	365	210
4. Std	415	1,02	424	33200	78,0	1189	1,15	1365	41000	30,0	525	840
6. Std	571	1,01	575	46000	80,0	1800	1,18	2130	48700	22,8	627	1503

Tabelle 2b. *Werte aus Tabelle 2a auf die Zeiteinheit (Std) bezogen*

	Ohne Substrat			+ Glucose				
	$-O_2$ je Std	CO_2 je Std	IPM je Std	$-O_2$ je Std	CO_2 je Std	IPM Std	CO_2 end. Std	CO_2 ex. Std
1. u. 2. Std	125	132	10500	261	287	14250	182	105
3. u. 4. Std	82	80	6010	323	395	6750	80	315
5. u. 6. Std	78	75	6400	305	382	3970	51	346

über die ganze Versuchszeit hin konstant, während sie bei Glucosezusatz stark absinkt. Allerdings ist dieser Abfall der spezifischen Aktivität erheblich geringer als der Verdünnung durch die erhöhte, manometrisch gemessene Gesamt-CO_2-Produktion entspricht. Betrachtet man die Endwerte nach 6 Std, so ergibt sich eine gute Übereinstimmung mit den Pirsonschen Versuchen. Trotz Glucosefütterung sind in dieser Zeit 30% mehr CO_2 aus zelleigenen (markierten) Verbindungen

freigesetzt worden als bei der Kontrolle. Betrachtet man die auf die Zeiteinheit bezogenen Zahlen der Tabelle 1b, so sieht man deutlich, daß in den ersten Stunden eine drastische Steigerung der Oxydation endogenen Materials erfolgt, die aber rasch abklingt, so daß gegen Versuchsende der weitaus größte Teil des CO_2 aus der zugesetzten Glucose stammt. Aus Gesamt-Aktivität und spezifische Aktivität läßt sich die manometrisch gemessene Gesamt-CO_2-Produktion nach ihrer Herkunft aus Zellmaterial oder Substrat berechnen. Die letzten Spalten der Tabellen 1a und 1b enthalten die entsprechenden Zahlen.

Dieser Effekt kann zwanglos erklärt werden, wenn man bedenkt, daß Glucose nicht nur ein Substrat der Atmung, sondern auch ein assimilierbarer Baustein ist. Die Geschwindigkeit der Atmung wird bei ruhenden Zellen durch das Niveau an Phosphatacceptoren begrenzt (Lynen 1942, Krebs und Kornberg 1957). Bei zu langsamem Verbrauch der energiereichen Phosphatverbindungen (ATP) erfolgt die Dephosphorylierung der verschiedenen phosphorylierten Zwischenprodukte der Atmung ebenfalls langsam und wird zum begrenzenden Faktor. Bietet man aber ein unter ATP-Verbrauch assimilierbares Substrat an, so führt die Beschleunigung des Phosphatumsatzes zur Beseitigung dieser Sperre. Am klarsten ist dieser Zusammenhang an ganzen Zellen vielleicht am Beispiel der Ammoniumassimilation durch verarmte Chlorellen gezeigt worden (Syrett 1953a, b, Kandler und Ernst 1955, Kandler und Frank 1956). Unter günstigen Bedingungen kann durch Ammoniumgabe ein Atmungsanstieg bis zur Höhe der Glucoseatmung erreicht werden, obwohl keinerlei Kohlenstoffquelle zugesetzt wird.

Als unphysiologisches Mittel zur drastischen Erhöhung der endogenen Atmung ist außerdem seit langem Dinitrophenol bekannt (vgl. James 1953), das die Atmungskettenphosphorylierung teilweise entkoppelt und damit die steuernde Wirkung des Phosphatumsatzes auf die Atmungsgeschwindigkeit aufhebt. Wenn die Glucosewirkung tatsächlich auf dem gleichen Mechanismus wie die beiden angeführten Fälle beruht, so ist zu erwarten, daß eine Kombination von Glucose und Dinitrophenol bzw. Ammonium nicht additiv wirkt. Außerdem müßten auch andere Substrate, die wie Glucose sowohl oxydiert als auch assimiliert werden, gleichsinnig wirken.

b) Vergleich der Wirkung von Acetat, Ammonium und 2,4-Dinitrophenol. Gleichzeitig mit der Durchführung des oben schon beschriebenen Versuches wurden 6 Proben der gleichen Algensuspension mit $0{,}2 \cdot 10^{-4}$ m DNP versetzt (3 Gefäße mit und 3 ohne Glucose). In 2 Std-Intervallen wurde je ein Paar entnommen und die Radioaktivität in der Lauge bestimmt. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 2a und 2b enthalten. Im ersten 2 Std-Intervall war die CO_2-Entwicklung ohne Glucose auf 188% erhöht und Glucose verursachte eine zusätzliche Förderung auf 260%, den Wert, der auch ohne DNP mit Glucose erreicht wird.

Im weiteren Verlauf des Versuches ergibt sich dann für die Proben mit DNP + Glucose ein langsameres Absinken der Veratmung zelleigenen Materials bzw. Ersatz durch exogenes Substrat als bei den Proben ohne DNP. Dies erklärt sich aus der Tatsache, daß bei derartig maximal atmungssteigernden Konzentrationen von DNP, die oxydative Assimilation schon deutlich gehemmt ist (KANDLER 1958). Entscheidend scheint mir der erste Wert zu sein, der klar erkennen läßt, daß sich DNP- und Glucoseeffekt nicht additiv verhalten.

Die Abb. 1 veranschaulicht die Ergebnisse. Dabei sind alle Werte für die aus zelleigenem Material stammende CO_2 in % der Kontrolle ohne DNP bzw. Glucose ausgedrückt.

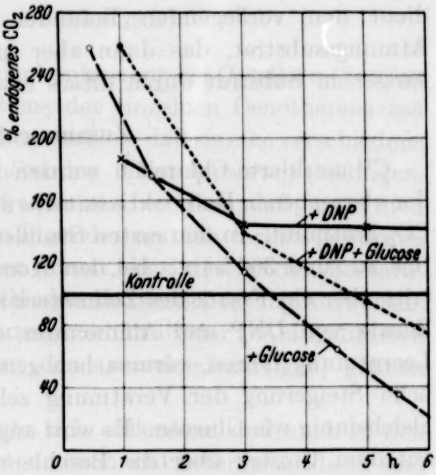


Abb. 1. Steigerung der CO_2-Produktion aus zelleigenem Material in % der Kontrolle ohne jeden Zusatz

Bei einer Algensuspension anderer Ernte aber gleicher Vorbehandlung, wurde in gleichartiger Versuchsanordnung die Wirkung von Acetat und Ammoniumfütterung mit dem Glucoseeffekt verglichen. Dabei wurden von jeder Art 2 Parallelgefäße angesetzt, die beide nach $1^1/_2$ Std analysiert wurden. Wie die Tabelle 3 zeigt, hat Acetat, das in diesem Versuch etwa 2,5fache Atmungsförderung bewirkte, einen ganz entsprechenden Effekt wie Glucose. Die ATP-verbrauchende oxydative Assimilation von Acetat (MYERS 1947, KANDLER und ERNST 1955, SCHLEGEL 1956) dürfte in diesem Falle die Ursache der Erhöhung der Atmung sein, die zunächst wie bei Glucosefütterung vorwiegend von endogenem Substrat gespeist wird.

Da die verwendeten Zellen nicht genug stickstoffverarmt waren, bewirkte Ammoniumzusatz nur eine Atmungssteigerung von rund 50% (Tabelle 3). Bietet man gleichzeitig Glucose, so wird praktisch gleich viel CO_2 aus endogenem Material entwickelt wie bei Glucosezusatz ohne Ammonium. Es ergibt sich also auch in diesem Falle keine additive Wirkung.

Man kann aus diesen Versuchen den Schluß ziehen, daß Glucose bei *Chlorella* den Phosphatumsatz so stark anregt, daß er nicht mehr begrenzend für die Atmungsgeschwindigkeit ist. Daher führt Glucose zur maximalen Erhöhung der Veratmung endogenen Materials, die weder durch DNP noch durch andere Substrate wie Acetat und Ammonium gesteigert werden kann. Zu Beginn der Enthemmung der Atmung

Tabelle 3. *Gasstoffwechsel und Aktivitätsabgabe C^{14}-markierter Algen bei Zusatz von Glucose, Acetat oder Ammonium. Versuchsdauer $1^1/_2$ Std*

	$-O_2$	RQ	CO_2	IPM	IPM / mm^3 CO_2	CO_2 endogen	CO_2 exogen	Endogene CO_2-Produktion in % der Kontrolle
Ohne Zusatz .	44	0,98	43	2500	58	43	—	100
1% Glucose . .	194	1,10	212	5200	24,5	90	132	208
0,02 m Acetat .	96	1,10	106	4000	37,5	69	37	160
NH_4	61	1,0	61	3500	57,0	61	—	142
NH_4 + Glucose	198	1,10	218	5500	24,0	95,5	122,5	221

dient den vorliegenden Befunden zufolge zelleigenes Material als Atmungssubstrat, das dann aber mit andauernder Assimilation von exogenem Substrat durch dieses ersetzt wird.

Zusammenfassung

C^{14}-markierte Chlorellen wurden mit Glucose versetzt und anhand der abgegebenen Radioaktivität das aus zelleigenem Material freigesetzte CO_2 bestimmt. In den ersten Stunden wird mehr Zellmaterial abgebaut (bis zu rund 300%) als bei den Kontrollen ohne Substrat. Allmählich tritt aber ein Ersatz des Zellmaterials durch das exogene Substrat ein. Zusatz von DNP und Ammonium, die zu einem starken Anstieg der Leeratmung führen, verursachen gemeinsam mit Glucose keine zusätzliche Steigerung der Veratmung zelleigenen Materials. Acetat wirkt gleichsinnig wie Glucose. Es wird angenommen, daß der Glucoseumsatz auf dem Umweg über die Beschleunigung des Phosphatumsatzes zur Steigerung der Atmungsgeschwindigkeit führt.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für finanzielle Unterstützung, Frl. E. Woller für technische Assistenz.

Literatur

Bergmann, L.: Flora (Jena) **142**, 493—539 (1955). — Daniel, A.: Flora (Jena) **143**, 31—66 (1956). — James, W. O.: Ann. Rev. Plant Physiol. **4**, 59—90 (1953). — Kandler, O.: Z. Naturforsch. **9**b, 625—644 (1954); **10**b, 38—46 (1955). — Phys. Plantarum (im Druck). — Kandler, O., u. H. Ernst: Planta (Berl.) **46**, 46—69 (1955). — Kandler, O., u. H. Frank: Kulturpflanze **1**, Beih., 205—212 (1956). — Krebs, H. A., u. H. L. Kornberg: Ergebn. Physiol. **49**, 212—298 (1957). — Lynen, F.: Naturwissenschaften **30**, 398—406 (1942). — Moses, V., u. P. J. Syrett: J. Bact. **70**, 201 (1955). — Myers, J.: J. gen. Physiol. **30**, 217—227 (1947). — Pirson, A., A. L. Daniel u. E. W. Becker: Arch. Mikrobiol. **22**, 214—218 (1955). — Schlegel, H. G.: Planta (Berl.) **47**, 510—526 (1956). — Syrett, P. J.: Ann. of Bot. **15**, 473—492 (1951); **17**, 1—20 (1953a); **17**, 1—36 (1953b). — Taylor, F. J.: J. exp. Bot. **1**, 302—321 (1950). — Wilner, C., and C. E. Clifton: J. Bact. **67**, 571—576 (1954).

Dr. O. Kandler, Bakteriologisches Institut der Süddeutschen Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft, Freising-Weihenstephan

Planta, Bd. 51, S. 173—185 (1958)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

BEOBACHTUNGEN ZUR PLASTIDENKONKURRENZ BEI OENOTHERA UND BEITRÄGE ZUM PROBLEM DER PLASTIDENVERERBUNG*

Von

FRANZ SCHÖTZ

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 8. Januar 1958)

Untersuchungen über die Plastidenkonkurrenz bei *Oenothera* (SCHÖTZ 1954) haben gezeigt, daß die Plastome der einzelnen Oenotherenarten sich unter anderem auch dadurch unterscheiden, daß sie eine verschiedene Teilungsfrequenz der ihnen zugehörenden Plastidensorten bedingen. Diese Unterschiede in den Teilungsfrequenzen bewirken, daß, wenn man etwa eine Sippe von *Oenothera*, deren Plastiden mutativ farblos geworden sind, mit verschiedenen grünen Arten kreuzt, die entstehenden Bastardgruppen eine durchschnittlich verschieden starke Scheckung aufweisen. Diese ist nämlich von dem Vermehrungsverhältnis der (im angeführten Fall stets gleichartigen) blassen zu den (verschiedenartigen) grünen Plastiden abhängig.

Bei diesen Untersuchungen zeigte sich außerdem, daß auch in den sog. Mischzellen, die hier heteroplastomatisch und heteroplastidisch sind (Nomenklatur nach MICHAELIS 1957), das Verhältnis der grünen zu den farblosen Plastiden sich sinngemäß mit der unterschiedlichen Vermehrungsfrequenz der beiden Partner ändert.

Diese Ergebnisse ließen die Frage auftreten, ob die Zeit, die verstreicht, bis in solchen bunten Bastardpflanzen die verschiedenartigen Plastiden wieder in verschiedenen Zellen auseinander sortiert sind, bis also keine Mischzellen mehr auftreten, ebenfalls von Unterschieden in der Vermehrungsgeschwindigkeit der jeweiligen Plastidenpartner beeinflußt wird.

Aus den bisher bekannten Angaben waren darüber keine Anhaltspunkte zu gewinnen. KRUMBHOLZ (1925) schreibt nur, daß er Mischzellen in den Keimblättern seiner Oenotherenbastarde gefunden hat, in den folgenden Blättern aber nicht mehr; ich selbst fand (1954) Mischzellen fast stets in den Keimblättern und den ersten Laubblättern meiner Bastarde, in den folgenden Blättern nur noch selten und in den Blättern älterer Pflanzen überhaupt nicht mehr, sie waren dort also zumindest

* Meinem verehrten Lehrer, Prof. Dr. O. RENNER, zum 75. Geburtstag.

so selten, daß sie sich einer mikroskopischen Betrachtung weitestgehend entzogen; W. STUBBE hat neuerdings (1957) Mischzellen in der Blütenregion von Oenotherenbastarden zwar ebenfalls nicht mikroskopisch beobachtet, sie aber doch durch eine bei erneuter Bastardierung in der Folgegeneration auftretende 3fach-Scheckung erschlossen.

Das Auffinden von Mischzellen in älteren Pflanzen ist also, wie diese spärlichen Angaben zeigen, offensichtlich sehr schwierig, und eine mikroskopische Untersuchung zur Prüfung der oben aufgeworfenen Frage schloß sich daher von vornherein aus. Wenn man aber die Entwicklung solcher bunter Pflanzen genauer verfolgt, so bietet sich zur Lösung des Problems eine andere, bedeutend einfachere Methode geradezu an.

Alle durch die Kreuzung einer grünen mit einer farblosen Art entstandenen bunten Bastarde weisen nämlich zunächst ein albomaculates Stadium auf, das zumindest die Keimblätter umfaßt. Diese bestehen aus einem mehr oder weniger kleinflächigen Mosaik von grünen und weißen Zellkomplexen. Aus diesem Mosaik entsteht später die Albosectoratio, bei der der Sproß in zwei bis mehrere miteinander abwechselnde grüne und farblose Sektoren gegliedert ist. Diese weisen anfänglich an ihren Grenzen noch mehr oder weniger starke mosaikartige Verzahnungen auf (die Stellen, an denen sich meist noch Mischzellen feststellen lassen), später grenzen sie mit scharfen Rändern aneinander. Im Anschluß an die Albosectoratio tritt dann häufig noch eine, das Endstadium der Entwicklung darstellende periklinale Verteilung der grünen und weißen Gewebe ein (vgl. RENNER 1936 und SCHÖTZ 1954).

Es besteht kein Zweifel, daß das bunte Mosaik der Keimblätter auf dem Vorhandensein von Mischzellen am Vegetationspunkt beruht und daß der Übergang von der mosaikartigen Verteilung der Gewebe zu wenigen scharf begrenzten Sektoren das Ergebnis einer Entmischung der Plastiden in den Zellen des Vegetationspunktes ist. Aus diesem Grunde muß die Geschwindigkeit, mit der die Ausbildung scharf begrenzter Sektoren aus der Albomaculatio heraus erfolgt, zumindest einen Anhaltspunkt geben für die Geschwindigkeit der Entmischung der verschiedenen Plastidensorten, und es muß sich durch ihre Beobachtung zeigen lassen, ob Differenzen in den Vermehrungsgeschwindigkeiten dieser Plastiden einen Einfluß auf die Geschwindigkeit ihrer Auseinandersortierung haben.

Um diese Frage zu klären, wurden in mehreren Jahren bei verschiedenen Bastarden die Zeiten festgestellt, die die Pflanzen brauchten, bis sie aus dem albomaculaten Zustand in die Albosectoratio mit scharf begrenzten Sektoren, ohne starke Verzahnungen an deren Rändern, übergegangen waren. Diese Bastarde besaßen als den einen Elter entweder eine kleinblütige *hookeri*, die mutierte, farblose *biennis*-Plastiden besitzt (*hookeri* klbl. *bi* weiß; vgl. SCHÖTZ 1954) oder eine *lamarckiana*

mut. blandina mit mutierten, farblosen *lamarckiana*-Plastiden (*blandina lam* weiß; vgl. SCHÖTZ 1954).

Besprechung der Ergebnisse[1]

Bezüglich der Auseinandersortierung der grünen und weißen Gewebe, äußerlich erkennbar als Übergang von der Albomaculatio zur Albosectoratio, lassen sich bei den angeführten bunten Bastarden 2 Typen auseinanderhalten, solche mit langsamer (schlechter) und solche mit schneller (guter) Sortierung. Bei den ersten (Nr. 1—9 und 20—26) ist, wie sich aus den Angaben bei 1—9 ergibt, nach 2 Monaten noch kaum eine Trennung in Sektoren erfolgt; nach 4 Monaten sind zwar Sektoren gebildet, aber sie sind keineswegs durch scharfe Grenzen geschieden, sondern unter starken Mosaikbildungen ineinander verzahnt; erst nach 5 Monaten ist bei einigen Formen (Nr. 6, 8) die Sektorenbildung gut zu Ende geführt. Die schnell sortierenden Formen (Nr. 10—19 und 27—37) haben hingegen, gemäß den Angaben bei 10—19, schon nach 2 Monaten mindestens bei der Hälfte ihrer Pflanzen die grünen und weißen Areale als scharf begrenzte Sektoren ausgebildet, und diese Auftrennung in gut geschiedene Sektoren ist nach 4 Monaten nahezu überall vollkommen.

Nun war 1954 eine Reihenfolge der Oenotherenarten nach der sinkenden Vermehrungsgeschwindigkeit ihrer Plastiden gegeben worden. Sie lautete: *Hookeri* > *bauri (hungarica)* > *lamarckiana* > *rubricaulis* > *suaveolens* > *biennis* > *syrticola* > *parviflora* > *rubricuspis* > *ammophila* > *atrovirens*. Die für die hier in Frage stehenden Kreuzungen verwendete *hookeri* klbl. *bi* weiß wäre in dieser Reihe etwa bei *rubricaulis* einzuordnen (SCHÖTZ 1954). Sie kann infolgedessen mit 3 Gruppen von grünen Arten in Verbindung treten, nämlich mit den bezüglich der Vermehrungsgeschwindigkeit ihrer Plastiden etwa gleichartigen Formen der *rubricaulis-biennis*-Gruppe, mit den in dieser Hinsicht vermehrungsschnelleren Arten der *lamarckiana-hookeri*-Gruppe und mit der *syrticola-atrovirens*-Gruppe, deren Plastiden sich bedeutend langsamer vermehren. Vergleicht man diese Möglichkeiten mit den oben dargestellten Ergebnissen, so zeigt sich ganz klar, daß jene Typen, welche die grünen und farblosen Gewebe schlecht auseinandersortieren (Nr. 1—9), diejenigen Bastarde umfassen, die etwa gleichwertige Plastiden enthalten. Alle anderen Formen, bei denen also Differenzen in den Vermehrungsgeschwindigkeiten der beiden Plastidenpartner auftreten (Nr. 10—15 und 16—19) zeigen eine deutlich schnellere Aussortierung der beiden verschiedenfarbigen Gewebeanteile.

Diese strenge Trennung der verschiedenfarbigen Gewebe kann, da sich in allen bisherigen Versuchen die verschiedenen Plastidensorten auch in Mischzellen als völlig stabil erwiesen haben, nur auf der Aus-

[1] Die Ergebnisse sind in Tab. 1 (Nr. 1—19) und Tab. 2 (Nr. 20—37) dargestellt.

Tabelle 1. *Bastarde mit der*

Lfd. Nr. u. Versuchs-Nr.	Mutter	Vater	Plastiden
1 5365	*hookeri* klbl. *bi* grün	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*biennis* grün : *biennis* weiß
2 5366	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*hookeri* klbl. *bi* grün	*biennis* weiß : *biennis* grün
3 5307	*hookeri bi* grün	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*biennis* grün : *biennis* weiß
4 5368	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*hookeri bi* grün	*biennis* weiß : *biennis* grün
5 5304	*blandina bi* grün	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*biennis* grün : *biennis* weiß
6 5312— 5314	*biennis sulfurea* *biennis cruciata* *biennis* München	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*biennis* grün : *biennis* weiß
7 5373	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*biennis* München	*biennis* weiß : *biennis* grün
8 5308, 5309	*rubricaulis* Thorn *rubricaulis* Rositten	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*rubricaulis* grün : *biennis* weiß
9 5374	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*rubricaulis* Thorn	*biennis* weiß : *rubricaulis* grün
10 5317	*rubricuspis*	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*rubricuspis* grün : *biennis* weiß
11 5318	*ammophila*	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*ammophila* grün : *biennis* weiß

hookeri klbl. bi weiß

Alter der Pflanzen		
2 Monate	4 Monate	5 Monate
nirgends Trennung in grüne und weiße Sektoren. Blätter marmoriert	An den Grenzen der Sektoren noch überall starke mosaikartige Verzahnungen	—
—	grüne und weiße Sektoren noch überall mosaikartig verzahnt	unverändert
—	wie 2	wie 2
—	wie 2	wie 2
Trennung der Gewebe nur sehr selten bis zur Bildung von Sektoren fortgeschritten; meist noch ein kleinflächiges Mosaik	Trennung in Sektoren z. T. durchgeführt, z. T. aber noch größere mosaikartige Verzahnungszonen	nur noch bei wenigen Pflanzen an den Sektorengrenzen mosaikartige Verzahnungen
starke Mosaikbildungen	starke Mosaikbildungen	bei den *rubatae* noch Mosaikbildungen; bei den *albicans*-Formen Trennung in Sektoren durchgeführt
starke Mosaikbildungen an den Sektorengrenzen. Sortierung auffallend schlecht	starke Mosaikbildungen	—
nur in wenigen Fällen bereits Bildung von Sektoren; meist noch ein mehr oder weniger grobes Mosaik grüner und weißer Gewebe	Trennung in Sektoren z. T. durchgeführt, z. T. aber noch größere Verzahnungszonen	Trennung in Sektoren beinahe beendet
—	Mosaikbildungen an den Sektorengrenzen noch ziemlich stark	unverändert
bei der Hälfte der Pflanzen bereits Ausbildung von scharf getrennten Sektoren, bei der anderen Hälfte noch starke Mosaikbildungen	Trennung in Sektoren mit ganz geringen Ausnahmen beendet	Trennung in Sektoren vollständig durchgeführt
wie 10	wie 10	wie 10

Tabelle 1

Lfd. Nr. u. Versuchs-Nr.	Mutter	Vater	Plastiden
12 5315	*r-syrticola*	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*syrticola* grün : *biennis* weiß
13 5316	*parviflora* Waldenburg	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*parviflora* grün : *biennis* weiß
14 5320	*pictirubata* normal	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*atrovirens* grün : *biennis* weiß
15 5322, 5323	*flexirubata* normal *flexirubata cruciat*	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*atrovirens* grün : *biennis* weiß
16 5305	*hungarica*	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*hungarica* grün : *biennis* weiß
17 5369 5369a	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*hookeri* St.	*biennis* weiß : *hookeri* grün
18 5370	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*r-lamarckiana* (nur *laetae*)	*biennis* weiß : *lamarckiana* grün
19 5371	*hookeri* klbl. *bi* weiß	*pictirubata* mit *lamarckiana*-Plastiden	*biennis* weiß : *lamarckiana* grün

einandersortierung der sich gegenüberstehenden beiden Plastidenpartner in verschiedene Zellen des Vegetationspunktes beruhen. Es kann also gefolgert werden, daß auch die Entmischungsgeschwindigkeit der Plastiden von den Unterschieden in ihrer Vermehrungsgeschwindigkeit beeinflußt wird, und zwar ist die Schnelligkeit des Entmischungsvorgangs um so größer, je größer die Differenz der jeweiligen Vermehrungsraten ist. Wie das Beispiel der klbl. weißen *hookeri* zeigt, ist es dabei gleichgültig, ob diese Differenz dadurch hervorgerufen wird, daß sich die in einen Bastard eingebrachten väterlichen Plastiden schneller oder langsamer vermehren als die vorhandenen Plastiden der Mutter.

Für die *blandina lam*, die in der gegebenen Reihe unmittelbar nach der *hookeri* einzufügen wäre (SCHÖTZ 1954) und die damit zu den starken Sippen zählt, gibt es nur 2 verschiedene Partner, nämlich solche mit etwa gleichschnell und solche mit langsamer sich teilenden Plastiden. Auch hier sortieren wieder die Formen mit (bezüglich ihrer Vermehrungs-

(Fortsetzung)

Alter der Pflanzen		
2 Monate	4 Monate	5 Monate
in den meisten Fällen schon scharf getrennte Sektoren	überall Sektoren mit scharfen Grenzen	—
wie 12	wie 12	—
Sektorenbildung bei 75% der Pflanzen vollzogen	Sektorenbildung mit scharfen Grenzen beinahe vollständig durchgeführt	—
Sektorenbildung weitgehendst durchgeführt	Sektorenbildung vollständig	—
—	vollständig in scharf begrenzte Sektoren aufgegliedert	—
Sektorenbildung weitgehendst durchgeführt	überall scharf begrenzte Sektoren	—
—	überall scharf begrenzte Sektoren	—
—	Sektorenbildung zum größten Teil durchgeführt	überall scharf begrenzte Sektoren

geschwindigkeit) ähnlichen Plastidensorten die grünen und farblosen Gewebe langsamer auseinander (Nr. 20—26) als jene, deren Plastiden in dieser Hinsicht weiter voneinander abweichen und die zu einer schnellen Aussortierung kommen (Nr. 29—37). Die *biennis*- und *suaveolens*-Bastarde (Nr. 27 und 28) bilden den Übergang zwischen beiden Typen. Wie sehr die Sortierungsgeschwindigkeit der verschiedenfarbigen Gewebe vom Plastidenbestand eines Bastards abhängt, zeigt hier sehr deutlich die abwechselnde Verwendung der normalen *pictirubata*, die *atrovirens*-Plastiden enthält, und der in ihrer Genausstattung völlig gleichen *pictirubata lam*, die *lamarckiana*-Plastiden besitzt (Nr. 26 und 32). Die Abb. 1 zeigt zwei $1^1/_2$ Jahre alte Pflanzen. Die mit sehr verschiedenen Plastiden *(atrovirens : lamarckiana)* ausgestattete (*pictirubata* norm. × *blandina lam* weiß) *pictilevata* hat die Trennung in Sektoren vollständig beendet, während die *pictilevata* aus *pictirubata lam* × *blandina lam* weiß noch immer starke Verzahnungen aufweist.

Diese Angaben mögen zeigen, wie notwendig es ist, bei allen Diskussionen über Entmischungsvorgänge, die auf einer Verschiedenheit von Plastomen beruhen, auch eine etwa verschiedene Vermehrungsgeschwindigkeit der vorhandenen Plastidensorten zu berücksichtigen.

Abb. 1. *Pictilevata* aus *pictirubata* norm. × *blandina lam* weiß (links) und *pictilevata* aus *pictirubata lam* × *blandina lam* weiß (rechts). Pflanzen 18 Monate alt

Grundsätzliche Bemerkungen zur Plastidenvererbung

Es bestehen immer noch Zweifel, ob die oben dargestellten Entmischungserscheinungen ihre Begründung in Faktoren haben, die in den Plastiden selbst lokalisiert sind, oder ob diese im Plasma liegen (GUSTAFSSON u. v. WETTSTEIN 1958, v. WETTSTEIN 1957). Die dadurch aufgeworfene Frage lautet kurz: Gibt es das, was RENNER 1929 Plastom (nicht Plastidom! vgl. MICHAELIS 1957) genannt hat, wirklich, oder gibt es nur ein Plasmon; denn ein „im Plasma lokalisiertes Plastom" (v. WETTSTEIN 1957) kann doch wohl nicht mehr so genannt werden.

Eine der Schwierigkeiten in der Beantwortung dieser Frage beruht darauf, daß die Diskussion über die Kontinuität der Plastiden noch nicht beendet ist, und daß die im Gegensatz zu STRUGGER (1950, 1953, 1954) von HEITZ u. MALY (1953) und von v. WETTSTEIN (1957) elektronenoptisch festgestellte Neubildung der Lamellenstruktur der Chloroplasten aus Strukturen, die sich nicht merklich von denen des Cytoplasmas unterscheiden, offenbar dazu verleitet, an der genetischen Kontinuität der Plastiden überhaupt zu zweifeln. Den züchterischen Befunden der Plastidenvererbung, der Plastidenkonkurrenz und der durch sie verursachten Scheckungs- und Entmischungserscheinungen, die bei *Oenothera* eine Kontinuität der Plastiden geradezu fordern, will man dabei offenbar keinen beweisenden Wert zuerkennen.

Einen zweiten Diskussionspunkt bilden die bereits erwähnten Mischzellen, in denen also die in ihrem Plastom verschiedenen Plastidensorten

Tabelle 2. *Kreuzungen mit der blandina lam weiß*

Die Angaben sind aus einer zweimaligen eingehenden Beobachtung der Pflanzen im Alter von 2 und 3 Monaten gewonnen.

Lfd. Nr. u. Versuchs-Nr.	Mutter	Vater	Plastiden	Trennung in Sektoren
20 5361, 5362	*blandina lam* grün	*blandina lam* weiß	*lam* grün : *lam* weiß	schlecht (Trennung in Sektoren bei weniger als 15% der Pflanzen erfolgt)
21 5380, 5381	*blandina lam* weiß	*blandina lam* grün	*lam* weiß : *lam* grün	schlecht
22 5364	*blandina* St. grün	*blandina lam* weiß	*lam* grün : *lam* weiß	mäßig
23 5357	*lamarckiana* (*nur laetae*)	*blandina lam* weiß	*lam* grün : *lam* weiß	schlecht
24 5384	*blandina lam* weiß	*lamarckiana* (nur *laeteae*)	*lam* weiß : *lam* grün	schlecht
25 5333, 5334	*hungarica*	*blandina lam* weiß	*hungarica* grün : *lam* weiß	schlecht
26 5352	*pictirubata lam*	*blandina lam* weiß	*lam* grün : *lam* weiß	schlecht
27 5341, 42, 43	*biennis* München, *b. sulfurea*, *b. cruciata*	*blandina lam* weiß	*biennis* grün : *lam* weiß	mittel (Trennung in Sektoren bei 50 bis 75% der Pflanzen erfolgt)
28 5340	*suaveolens* St.	*blandina lam* weiß	*suaveolens* grün : *lam* weiß	mittel
29 5336, 39	*rubricaulis* (Thorn und Rossiten)	*blandina lam* weiß	*rubricaulis* grün : *lam* weiß	gut (Trennung in Sektoren bei mehr als 80% der Pflanzen erfolgt)
30 5347	*parviflora* Wald.	*blandina lam* weiß	*parviflora* grün: *lam* weiß	gut
31 5353, 54	*flexirubata* (norm. u. *cruc.*)	*blandina lam* weiß	*atrovirens* grün : *lam* weiß	gut
32 5351	*pictirubata* norm.	*blandina lam* weiß	*atrovirens* grün : *lam* weiß	sehr gut
33 5355	*silesiaca*	*blandina lam* weiß	*silesiaca* grün : *lam* weiß	sehr gut
34 5348	*rubricuspis*	*blandina lam* weiß	*rubricuspis* grün : *lam* weiß	sehr gut
35 5346	*r-syrticola*	*blandina lam* weiß	*syrticola* grün : *lam* weiß	sehr gut
36 5349	*ammophila*	*blandina lam* weiß	*ammophila* grün : *lam* weiß	sehr gut
37 5350	*atrovirens*	*blandina lam* weiß	*atrovirens* grün : *lam* weiß	sehr gut

nebeneinander deutlich unterscheidbar auftreten. Die älteren Zweifel (CORRENS 1928, 1937) beruhten im wesentlichen darauf, daß man solche Mischzellen bis dahin nicht oder nur in einer für eine theoretische Deutung zu geringen Zahl gefunden hatte. Inzwischen sind sie bei *Oenothera* (s. oben) immer wieder und auch an den theoretisch zu erwartenden Orten festgestellt worden. Die Tatsache, daß dabei in vielen Fällen nur wenige Plastiden (die noch dazu vereinzelt liegen können) das eine Merkmal besitzen, alle anderen das zweite (s. SCHÖTZ 1954), vergrößert noch die Wahrscheinlichkeit, daß die Erbträger in den Plastiden selbst lokalisiert sind. Neuerdings wird jedoch bezweifelt (v. WETTSTEIN 1957), ob echte Mischzellen überhaupt feststellbar sind. VON WETTSTEIN glaubt, sie könnten dadurch vorgetäuscht werden, daß verschiedene Entwicklungszustände derselben Plastidensorte in einer Zelle auftreten, daß also nach der Michaelisschen Terminologie Zellen heteroplastidisch sind ohne heteroplastomatisch zu sein. Bezüglich der Oenotheren ist dazu folgendes zu bemerken: In voll ausgebildeten Blättern, die mit der gleichen normalgrünen Plastidensorte besetzt sind, haben wir bisher keinen Fall finden können, bei dem in einer Zelle die gleichen Plastiden in so verschiedenen Entwicklungszuständen auftraten, daß dadurch Mischzellen vorgetäuscht wurden (s. auch W. STUBBE 1957). Solche Zellen finden sich aber in den ausbleichenden Arealen von Bastarden, deren Plastiden mit dem Bastardkern nicht harmonieren (SCHÖTZ 1955). Da dort aber ganze Variationsreihen degenerierender Plastiden auftreten, ist es sogar für den ungeübten Beobachter ohne weiteres erkennbar, daß diese Zellen keine echten Mischzellen sind. Diese Formen sind also leicht auszuscheiden. Bei den mit normalen grünen und mutierten farblosen Plastiden ausgestatteten Formen, zu denen auch die oben besprochenen Bastarde gehören, stehen aber in den voll ausgebildeten Blättern die beiden Plastidensorten ganz unvermittelt einander gegenüber. Es gibt hier keine Zwischenformen und, wie W. STUBBE (1957) gezeigt hat, können in solchen Pflanzen sogar 3 verschiedene Plastidensorten je Zelle eindeutig unterschieden werden. Die Echtheit der Mischzellen steht unseres Erachtens bei diesen Bastarden außer Frage.

MICHAELIS erhebt das Vorhandensein von Mischzellen zum Kriterium für die Abtrennung einer Plastidenvererbung von einer etwaigen Chondriosomen-, Sphärosomen-, oder Cytoplasmavererbung (1955a). Dies trifft mit der von STUBBE (1957) angeführten Einschränkung auch zu. Die von MICHAELIS (1955a, b) entwickelten Vorstellungen bedeuten aber keineswegs, wie v. WETTSTEIN (1957) meint, eine Kritik an RENNERS Auffassung von der Existenz eines Plastoms, sondern sie zeigen gerade, „daß bei kleineren Zahlen plasmatischer Erbträger je Zelle (wie sie für die Plastiden gegeben sind; der Verf.), diese Erbträger so schnell entmischt werden, daß die Zellen in der Regel homoplasmonisch sein werden.

Sie geben die Erklärung, weshalb die Zellen in der Regel nur gleichartige Plastiden enthalten (MICHAELIS 1955a)". Die Schnelligkeit der Entmischungsvorgänge bei den Oenotheren, auf Grund derer bisher Mischzellen mikroskopisch nur in den Keimblättern und den ersten Laubblättern von gescheckten Bastarden auffindbar waren, deutet also auch nach der Michaelisschen Auffassung auf eine Lokalisation der Farbeigenschaften in den Plastiden selbst hin. In die gleiche Richtung weisen auch die oben dargelegten Beobachtungen über den verhältnismäßig großen Einfluß einer unterschiedlichen Vermehrungsrate der verschiedenen Partner auf deren Entmischung.

Das Vorhandensein eines Plastoms hat also auf jeden Fall die größere Wahrscheinlichkeit für sich, auch wenn es nicht zwingend bewiesen sein mag, und solange seine Postulierung alle in Frage kommenden Phänomene einfach und befriedigend erklärt und keine Widersprüche auftreten, besteht unseres Erachtens kein rechter Grund zu anderen Voraussetzungen zu greifen, die nur komplizierter sein können. Es gilt hier auch heute noch, was RENNER 1934 zu diesem Thema gesagt hat: „Skepsis ist gut, aber mit Maß. Wie glücklich wären wir, wenn wir in anderen Fällen den Zusammenhang zwischen dem Erbgut der Keimzelle und der Erscheinungsform des fertigen Organismus nur halb so durchsichtig vor uns liegen sähen!"

In bezug auf die Entwicklung gestörter Chloroplasten haben wir 1955 und (mit KANDLER) 1956 festgestellt, daß es sowohl bei Plastidenmutanten wie bei durch Bastardierung geschädigten Formen (mit den bei SCHÖTZ 1955 und 1956 erwähnten nicht ergrünungsfähigen Ausnahmen) zunächst zu einer normalen Ausbildung und Ergrünung der Plastiden kommt und daß die gebildeten Strukturen erst sekundär wieder zerstört werden. Die Untersuchungen von STUBBE u. v. WETTSTEIN (1956) und von v. WETTSTEIN (1957) an 2 Oenotherensippen mit mutierten Plastiden, durch die elektronenoptisch festgestellt wird, daß diese Plastiden zunächst die normale submikroskopische Struktur der voll ausgebildeten Chloroplasten erreichen und dann erst degenerieren, liegen also völlig im Sinne unserer durch mikroskopische und physiologische Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse. Diese Übereinstimmung der Ansichten läßt uns nicht klar werden, wie v. WETTSTEIN (1957) zu der Auffassung kommt, daß in dem auch von uns (1954 u. 1955) verwendeten Satz „diese Plastidenmutanten haben die Fähigkeit zu ergrünen unter allen Genomkombinationen verloren" von vornherein die Begründung „weil die strukturelle Entwicklung der Chloroplasten gestört ist" eingeschlossen sein soll. Es erscheint uns jedoch zu weitgehend, aus der primären strukturellen Unversehrtheit der mutierten Plastiden zu schließen, daß das Plastom die Entwicklung der Chloroplasten überhaupt nicht beeinflußt (v. WETTSTEIN 1957), sondern wir

glauben, daß bis jetzt nur noch keine Mutation dieses Plastoms bekannt ist, die in die Entwicklung der Plastidenstruktur eingreift, ohne daß wir deshalb diese Eingriffsmöglichkeit leugnen könnten.

In bezug auf genombedingte Chlorophylldefekte haben v. WETTSTEIN 1957 und GUSTAFSSON u. v. WETTSTEIN 1958 bei der Gerste festgestellt, daß die Entwicklung der Chloroplastenstruktur an einer bestimmten Stelle unterbrochen wird. Das ist gegenüber den von STUBBE u. v. WETTSTEIN untersuchten Plastidenmutanten von *Oenothera* zweifellos ein charakteristischer Unterschied, und die Frage ist nicht unberechtigt, ob dieser Unterschied der Wirkung einer Mutation im Genom oder im Plastom auf die Entwicklung der Chloroplasten ein allgemeiner ist und eine phänotypische Trennung dieser beiden mutativen Ereignisse unter Umständen ermöglicht. Wie bereits oben erwähnt, kommt es aber bei *Oenothera* bei den durch Bastardierung geschädigten Formen, deren Störung also genombedingt ist, ebenfalls erst sekundär zu einer Degeneration der Plastiden. Diese tritt oft sogar erst nach dem Einsetzen der Photosynthese ein. Daraus glauben wir schließen zu können, daß sich hier genom- und plastombedingte chlorophylldefekte Pflanzen in ihrer Plastidenentwicklung nicht wesentlich voneinander unterscheiden. Dabei sind allerdings die oben erwähnten, niemals ergrünenden Ausnahmen nicht berücksichtigt, die unter Umständen den von v. WETTSTEIN untersuchten Gerstenformen entsprechen könnten. Eine eindeutige Klärung unserer Vermutungen ist natürlich nur durch entsprechende elektronenoptische Untersuchungen zu erzielen.

Wie v. WETTSTEIN (1957) festgestellt hat, bedingen Mutationen, die Chlorophylldefekte hervorrufen (seien es Genom- oder Plastommutationen), nicht notwendig eine Störung der Chlorophyllsynthese. Dies steht wieder in voller Übereinstimmung mit unseren eigenen Befunden (SCHÖTZ 1955, 1956). Darüber hinaus haben wir (KANDLER u. SCHÖTZ 1956) aber noch festgestellt, daß die mit der Plastidendegeneration verbundenen Ausbleichungserscheinungen bei den Oenotheren auf einer Photooxydation der Farbstoffe beruhen, denen — in Anlehnung an ähnliche Fälle bei *Chlorella* — erhebliche, ebenfalls lichtbedingte Stoffwechselstörungen vorausgehen dürften. Diese Stoffwechselstörungen und unspezifischen Synthesehemmungen scheinen dann erst die Denaturierung der Chloroplasten zu bewirken. Der Einfluß der Genom- oder Plastommutation auf die Zerstörung der Farbstoffe und der Strukturen der Chloroplasten ist also nicht direkt, sondern er erfolgt mittelbar über allgemeinere Stoffwechselstörungen. Wir vermuten, wie bereits 1956 erwähnt, daß auch bei den von v. WETTSTEIN untersuchten chlorophylldefekten Gerstenformen die Genwirkung nicht unmittelbar die Ausbildung der Plastidenstruktur steuert, sondern daß deren Störung ebenfalls indirekt durch eine mutativ bedingte extreme Photolabilität bedingt wird.

Zusammenfassung

Die Auseinandersortierung der weißen und der farblosen Gewebe, die auf der Entmischung verschiedenfarbiger Plastidensorten beruht, hängt bei bunten Oenotherenbastarden von Unterschieden in der Vermehrungsgeschwindigkeit der sich gegenüberstehenden Plastiden ab. Die Entmischung erfolgt um so schneller, je größer die Unterschiede der Vermehrungsraten sind. Die Befunde bei *Oenothera* sprechen für das Vorhandensein eines vom Plasmon getrennten Plastoms.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für die Unterstützung meiner Arbeiten zu großem Dank verpflichtet.

Literatur

Correns, C.: Über nichtmendelnde Vererbung. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Suppl. **1**, 131—168 (1928). — Nicht mendelnde Vererbung. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. II, H. S. 1—159. Berlin 1937. — Gustafsson, Å., u. D. v. Wettstein: Plasmon- und Plastidommutationen. In Handbuch der Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., Bd. I, S. 648—655. 1958. — Heitz, E., u. R. Maly: Zur Frage der Herkunft der Grana. Z. Naturforsch. 8b, 243—249 (1953). — Kandler, O., u. F. Schötz: Untersuchungen über die photooxydative Farbstoffzerstörung und Stoffwechselhemmung bei Chlorellamutanten und panaschierten Oenotheren. Z. Naturforsch. **11**b, 708—718 (1956). — Krumbholz, G.: Untersuchungen über die Scheckung der Oenotherenbastarde. Jena. Z. Naturw. **62**, 187—260 (1925). — Michaelis, P.: Über Gesetzmäßigkeiten der Plasmonumkombination und über eine Methode zur Trennung einer Plastiden-, Chondriosomen-, resp. Sphaerosomen-, (Mikrosomen)- und einer Zytoplasmavererbung. Cytologia **20**, 315—338 (1955a). — Modellversuche zur Plastiden- und Plasmavererbung. Züchter **25**, 209—221 (1955b). — Genetische, entwicklungsgeschichtliche und cytologische Untersuchungen zur Plasmavererbung. I. Mitteilung. Planta (Berl.) **50**, 60—106 (1957). — Renner, O.: Artbastarde bei Pflanzen. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. II, A, S. 1—161. Berlin 1929. — Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. sächs. Akad. Wiss., Math.-phys. Kl. **86**, 241—266 (1934). — Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora (Jena) **130**, 218—290 (1936). — Schötz, F.: Über Plastidenkonkurrenz bei *Oenothera*. Planta (Berl.) **43**, 182—240 (1954). — Untersuchungen an panaschierten Oenotheren I. Z. Naturforsch. **10**b, 100—108 (1955). — Über die photosynthetische Leistungsfähigkeit einiger panaschierter Oenotheren. Photogr. u. Forsch. **7**, 12—16 (1956). — Strugger, S.: Über den Bau der Proplastiden und Chloroplasten. Naturwissenschaften **37**, 166—170 (1950). — Über die Struktur der Proplastiden. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 439—453 (1953). — Die Proplastiden in den jungen Blättern von *Agapanthus umbellatus* L'Hérit. Protoplasma (Wien) **63**, 120—173 (1954). — Stubbe, W.: Dreifarbenpanaschierung bei *Oenothera* I. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 221—226 (1957). Stubbe, W., u. D. v. Wettstein: Zur Struktur erblich verschiedener Chloroplasten von *Oenothera*. Protoplasma (Wien) **45**, 241—250 (1955). — Wettstein, D. v.: Genetics and the submicroscopic cytology of plastids. Hereditas (Lund) **43**, 303—317 (1957).

Dr. Franz Schötz, München 19, Botan. Inst. d. Univ. Menzinger Straße 67

Planta, Bd. 51, S. 186—200 (1958)

Aus dem Forstbotanischen Institut München

ÜBER DIE ATMUNG UND DEN STOFFTRANSPORT IN DEN ISOLIERTEN LEITBÜNDELN DER BLATTSTIELE VON HERACLEUM MANTEGAZZIANUM Somm. et Lev.

Von

Hubert Ziegler*

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. Januar 1958)

A. Einleitung

Sind wir auch über den Mechanismus der Assimilat-Fernleitung in der Pflanze noch nicht sicher unterrichtet, so steht doch fest, daß der Transport in jedem Falle einen speziellen Energieaufwand erfordert. Nicht nur das Be- und Entladen der Leitbahnen erfolgt in der Regel aktiv (u. a. Mason u. Maskell 1928, Phillis u. Mason 1933, Wanner 1952, Bauer 1953, Ziegler 1956), auch die Wanderung in den Siebröhren bzw. -zellen selbst hat energiezehrende Strukturen und Vorgänge zur Voraussetzung. Dazu gehört für alle bisher in Betracht gezogenen Transportmechanismen die Aufrechterhaltung der Semipermeabilität des Siebröhrenplasmas; bei einer „Massenströmung" käme dazu wahrscheinlich noch ein spezieller Aufwand für das Offenhalten der Siebporen, bei Spreitungen ein Betrag für die Bildung und Erhaltung der Grenzflächen, bei einer Verfrachtung durch Plasmaströmung der Bedarf dieses Vorganges, bei einer unabhängigen Wanderung der einzelnen Substanzen im Plasma auf eine bisher nicht geklärte Weise — etwa nach Art der Stoffwanderung im Parenchym (vgl. Arisz 1952) — schließlich die Energie für die Beschleunigung der wandernden Stoffe über die Diffusionsgeschwindigkeit hinaus, in manchen Fällen auch (Ziegler 1956, Zimmermann 1957; vgl. Huber 1958) für den Transport gegen ein Konzentrationsgefälle.

Es ist von großem Interesse, eine genaue Vorstellung vom Ausmaß dieses Energiebedarfes zu gewinnen, und es scheint nicht unmöglich, durch Analyse der Energieverwertung Einblick in den tatsächlich wirksamen Transportmechanismus zu erlangen.

Kurssanow und Mitarbeiter (Kurssanow u. Turkina 1952a, b; Kurssanow 1952) und Willenbrink (1957) untersuchten unter diesem Gesichtspunkt den Sauerstoffverbrauch isolierter Leitbündel verschiedener Pflanzen und stellten übereinstimmend fest, daß die Beträge

* Herrn Prof. Dr. Otto Renner zum 75. Geburtstage in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.

für diese Gewebe die des restlichen Blattstieles bzw. Blattes bedeutend übertreffen. Während WILLENBRINK diese Befunde sehr zurückhaltend interpretiert, glauben KURSSANOW u. Mitarb. für die gesteigerte Atmungsintensität nur das Phloem, und zwar speziell die Siebröhren, verantwortlich machen zu können; da sie bei einer einseitigen Zuckerfütterung der Bündel bzw. isolierter Rindenteile eine weitere — allerdings geringfügige — Erhöhung des Sauerstoffverbrauches feststellten, sollten diese Messungen einen direkten Hinweis auf das Ausmaß des Energiebedarfes beim Stofftransport liefern.

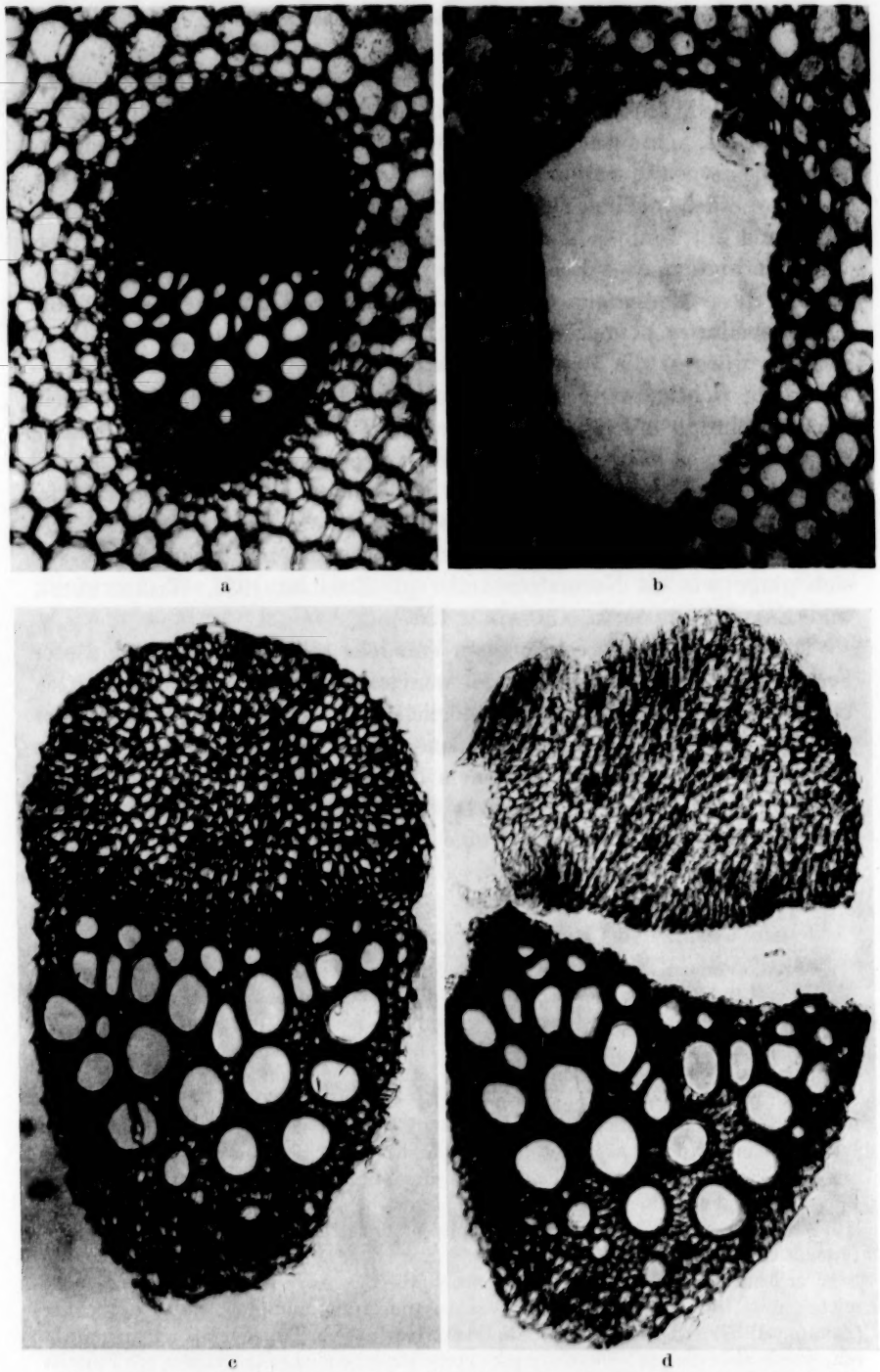
Dies wäre — die Reproduzierbarkeit der Befunde vorausgesetzt — nur dann richtig, wenn die Isolierung der Leitbündel keinen entscheidenden Einfluß auf den Gaswechsel sowohl der Leitelemente als auch der Restgewebe hätte, die Atmung der neben den Siebröhren im Bündel vorhandenen lebenden Elemente (Geleitzellen, Phloemparenchym, Xylemparenchym, z. T. Leitbündelscheide) zu vernachlässigen wäre und schließlich die Stoffleitung in isolierten Bündeln in gleicher Weise vor sich ginge wie im Normalzustand (vgl. ZIEGLER 1956, WILLENBRINK und ESAU, CURRIER u. CHEADLE 1957).

Die nachstehend beschriebenen Versuche sollten zur Klärung dieser Fragen beitragen. Leider ist es — wenigstens mit den bisher bekannten Objekten und Methoden — unmöglich, eine schonende Trennung der einzelnen Phloemelemente voneinander durchzuführen; eine saubere Scheidung von Phloem und Xylem dagegen ist bei bestimmten Leitbündeln, vor allem denen verschiedener Umbelliferen, leicht möglich und gestattet so wenigstens eine exakte Unterscheidung zwischen Phloem- und Xylematmung.

B. Material und Methoden

Für alle Versuche wurden die Blattstielleitbündel von *Heracleum mantegazzianum* SOMM. et LEV., einer kaukasischen Umbellifere, verwendet, auf die wir durch die Arbeit von TROLL (1949) aufmerksam geworden waren. Da die spontane Isolierung bei unserem Material (aus dem Botanischen Garten München-Nymphenburg und dem Garten des Zoologischen Institutes München) selten erfolgte, der Einfluß dieses Prozesses auf die Funktionsfähigkeit der Leitgewebe auch nicht klar ist, wurden stets ursprünglich noch im Blattstielgewebe eingebettete Bündel (nach Längshalbierung der entspreiteten, hohlzylindrischen Stiele) mittels einer Pinzette aus dem Parenchym herausgezogen. Dabei trennt sich das Bündel auf der ganzen Länge sauber von dem großzelligen Nachbargewebe. Das isolierte Bündel wiederum läßt sich ohne Schwierigkeit mit zwei spitzen Pinzetten genau entlang der Xylem-Phloem-Grenze zerlegen (Abb. 1).

Der Einfluß der Leitbündelentnahme auf die CO_2-Abgabe des Blattstieles wurde mittels des Uras festgestellt. Die Versuchsanordnung entsprach dabei der früher (ZIEGLER 1957) geschilderten. Um die zarten Gewebe vor Trockenschäden zu bewahren, wurde aber die am Versuchsobjekt vorbeistreichende Luft nicht nur vor Eintritt in die Objektkammer durch Wasser gesaugt, sondern auch noch durch feuchtes Filtrierpapier auf der Innenseite des Versuchsgefäßes mit Feuchtigkeit gesättigt.



a b c d

Abb. 1a—d. Die Blattstielgewebe von *Heracleum Mantegazzianum* (im Querschnitt). a Leitbündel im Gewebsverband. Vergr. 55fach. b Grundgewebe nach Auslösen des Bündels. Vergr. 55fach. c Isoliertes Bündel. Vergr. 90fach. d Isoliertes Bündel nach Trennung des Xylem- und Phloemstranges. Vergr. 90fach

Der Sauerstoffverbrauch wurde manometrisch bestimmt. Das Material (jeweils 60 cm lange Stücke der Leitbündel oder ihrer Bestandteile, bzw. Parenchymschnitte von etwa 100 μ Dicke) kam dabei auf puffergetränktes Filtrierpapier oder in 2 ml Pufferlösung (m/60 Phosphatpuffer p_H 6,2), wobei im zweiten Falle mit einer Frequenz von 120 Schwingungen je Minute geschüttelt wurde. Absorbiert wurde mit 0,2 ml 2 n KOH im Mitteleinsatz. Saccharose wurde bei den entsprechenden Versuchen stets in einer Menge zugegeben, daß die Endkonzentration einer 0,1 molaren Lösung entsprach; diese Konzentration hatte sich in Vorversuchen als für den Sauerstoffverbrauch unseres Materials optimal herausgestellt (Leitbündel in 0,2 molarer Saccharose zeigten im 12stündigen Experiment im Durchschnitt um 6,4%, in 0,4 molarer Lösung um 44% des Optimalbetrages erniedrigte Werte der Sauerstoffaufnahme).

Bei den Experimenten zur Feststellung des Zuckertransportes wurden die am Boden der Versuchsgefäße auf feuchtem Filtrierpapier (s. oben) befindlichen Bündel bzw. Phloemstränge mit einem Ende 1 cm tief in 0,2 ml eines Lösungsgemisches von Fluorescein-K ($2{,}5 \cdot 10^{-3}$ mol) und C^{14}-Saccharose (uniform markiert; Gesamtaktivität der 0,2 ml ca. 0,001 mC) im Seitenstutzen eingeführt. Die Fluoresceinkonzentration, die der von SCHUMACHER u. HÜLSBRUCH (1955) bei ihren Versuchen mit *Pelargonium*blättern verwendeten (0,1%) entspricht, beeinflußt den Sauerstoffverbrauch des isolierten Bündels nicht (sowenig wie die 5- und 10fache Konzentration), wie entsprechende Vorversuche zeigten.

Bei der Prüfung der Cyanidempfindlichkeit der CO_2-Aufnahme wurde die Absorption des Giftes durch die Lauge nach der Vorschrift von KREBS (1935) verhindert.

Der respiratorische Quotient (*RQ*-Wert: CO_2/O_2) wurde in der üblichen Weise mit der 2 Gefäß-Methode ermittelt; in den Mitteleinsatz des Vergleichgefäßes kamen statt der Lauge 0,2 ml Phosphatpuffer p_H 4,5. Die CO_2-Retention der Versuchsflüssigkeit wurde bei Versuchsende durch Zukippen von 0,3 ml n/10 HCl aus dem Seitenstutzen bestimmt. Die Versuchstemperatur bei den Warburg-Experimenten betrug im allgemeinen 25° C ($\pm$ 0,01° C).

Zur Trockengewichtsbestimmung wurde das Material bei 105° C zur Gewichtskonstanz getrocknet. Die Stickstoffbestimmung erfolgte nach der Mikro-Kjeldahl-Methode. Zur Ermittlung des Protein-N wurden die Objekte in m/15 Phosphatpuffer mit einem Bühler-Mikrohomogenisator homogenisiert, die durch Zentrifugieren geklärte Lösung mit demselben Volumen 6%iger Trichloressigsäure versetzt und mehrere Stunden im Kühlschrank (+ 2° C) belassen; das gefällte und abzentrifugierte Eiweiß wurde 3mal aus Aqua dest. sedimentiert.

Das Fluorescein in den Geweben wurde mittels einer UV-Stabanalysenlampe (Hanau), die markierte Saccharose nach Zerteilen der gefütterten Bündel in 1 cm lange Stücke im Strahlungsmeßgerät FRIESECKE und HOEPFNER (FH 49) mit automatischem Probenwechsler (FH 448) und Zeitdrucker (FH 449) lokalisiert[1].

Die Bestimmung der Bernsteinsäuredehydrase-Aktivität erfolgte nach COLOWICK u. KAPLAN (1957; S. 725). Dazu wurde das Material in 0,1 mol eiskaltem Phosphatpuffer (mit 0,2 mol Saccharose) vom p_H 7,4 zerrieben. Jeweils 0,1 ml des Homogenates kamen im Meßansatz zu 1 ml Phosphatpuffer (0,1 mol p_H 7,4), 0,1 ml KCN (0,1 mol), 0,1 ml K_3 [Fe(CN)$_6$] (0,01 mol) und 0,1 ml 0,2 molarem Succinat (Bernsteinsäure gegen Bromthymolblau mit KOH neutralisiert); im Vergleichsansatz war das Succinat durch 0,1 ml Puffer ersetzt. Die Extinktion bzw. ihre Änderung wurde bei 400 mμ im Zeiss-Spektralphotometer (PMQ II) bestimmt.

[1] Für die Messungen im Biochemischen Institut München bin ich Herrn Privat-Dozenten Dr. L. JAENICKE zu Dank verpflichtet.

Die statistische Beurteilung wurde nach PÄTAU (1943) vorgenommen, der mittlere Fehler (m) nach $m = \sqrt{\frac{\Sigma \mu^2}{n(n-1)}}$ errechnet.

C. Ergebnisse

I. Der Gaswechsel der isolierten Bündel

1. Der Einfluß der Isolierung auf die CO_2-Abgabe der einzelnen Gewebe. Während KURSSANOW u. Mitarb. die Wirkung der Bündelisolierung auf die Atmung der einzelnen Blattstiel- und Blattgewebe nicht berücksichtigt haben, stellt WILLENBRINK fest, daß die Längszerlegung des *Pelargonium*-Blattstieles zu einer konstanten Steigerung des Sauerstoff-Verbrauches dieses Organes um etwa 25% führt; die Zerkleinerung des isolierten Bündels dagegen hat nur eine Erniedrigung der Atmung zur Folge.

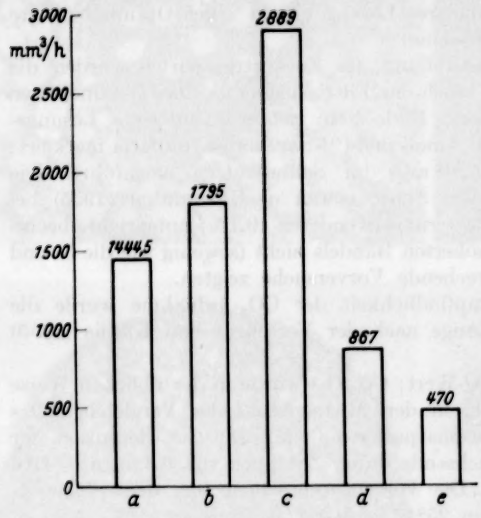


Abb. 2a—e. Stündliche CO_2-Abgabe. a des intakten Blattstieles (25 cm lang); b des Blattstieles nach Längsteilung; c des Grundgewebes + der isolierten Leitbündel; d der Leitbündel allein; e des isolierten Phloems

Die Auswertung unserer Uras-Registrierungen ergab, daß auch die Längsteilung des Blattstieles von *Heracleum mantegazzianum* die CO_2-Abgabe um ca. 25% erhöht; die Isolierung der Leitbündel aber steigert den Betrag für die gesamte Gewebsmenge (Leitbündel + Grundgewebe) wesentlich stärker, und zwar um etwa 100% (Abb. 2).

Dabei erreicht das Grundgewebe allein nach dem Entfernen der Leitbündel einen beträchtlich höheren Wert als der Gesamtstiel vor der Präparation. Das genaue Ausmaß der Steigerung gegenüber dem Normalzustand läßt sich nicht ermitteln, auch kann nicht entschieden werden, ob und wie stark die Leitbündelatmung durch die Isolierung intensiviert wird.

Es ist anzunehmen, daß der beschriebene Effekt nicht durch den Wundreiz hervorgerufen wird, sondern auf die bessere Sauerstoffversorgung der Gewebe nach der Isolierung zurückzuführen ist. Das voluminöse Parenchym ist ja dann von zahlreichen Längsrinnen durchzogen und die Leitbündel selbst sind so dünn, daß sie nun keinerlei Schwierigkeiten in der Sauerstoffnachfuhr mehr haben. Dies zeigt sich vor allem

daran, daß der Q_{10}-Wert des Sauerstoffverbrauches für die isolierten (kompletten) Bündel auch zwischen 20 und 30° C (also bei hoher Atmungsintensität) im Durchschnitt (von 9 Versuchen) 1,97 beträgt (Minimum 1,83, Maximum 2,16)[1].

Die Zerlegung des freien Leitbündels in den Xylem- und Phloemanteil verringert die CO_2-Abscheidung (Uras-Versuch) und den Sauerstoffverbrauch (Warburg-Versuch) merklich, aber meist nur relativ schwach; die maximale Depression bei 28 derart getesteten Proben betrug 35% des Ausgangswertes, die durchschnittliche 7%.

Es ist demnach klar, daß wir bei der Übertragung der an isolierten Geweben gewonnenen Meßwerte auf die Normalverhältnisse vorsichtig sein müssen, da sie vielfach nur die potentielle Atmungsintensität bei optimaler Sauerstoffversorgung wiederspiegeln (s. unten).

2. Die Atmungsintensität von Parenchym, Xylem und Phloem nach der Isolierung. *a) Der Sauerstoffverbrauch und der RQ-Wert in zuckerfreiem Puffer.* Aus Tabelle 1 und 2 ist zunächst zu entnehmen, daß auch bei unserem Objekt die Leitbündel gegenüber dem übrigen Blattstielgewebe sehr viel mehr Sauerstoff verbrauchen, und zwar bei Bezug auf den Protein-N (die geeignetste Bezugsgröße in diesem Falle) im Durchschnitt mehr als dreimal soviel. Die Überlegenheit der Leitelemente ist bei *Heracleum mantegazzianum* sogar ausgeprägter als bei irgendeinem der von WILLENBRINK untersuchten Objekte. Es mag dies daher rühren, daß das Parenchym in dem voluminösen und wasserreichen Bärenklau-Blattstiel dem entsprechenden Gewebe in feineren Blattstielen in der Atmungsintensität nachsteht.

Wesentlich scheint uns aber, daß der Sauerstoffverbrauch des Xylems — vor allem bei Bezug auf den Protein-N — in derselben Größenordnung liegt wie der des Phloems. Die Differenz der Mittelwerte für die beiden Gewebe ist hier statistisch als reines Zufallsergebnis anzusprechen ($p = 0{,}64$). Selbst wenn sich aber bei einer noch wesentlich höheren Zahl der verwerteten Meßergebnisse eine schwache Differenz zuungunsten des Xylems sichern ließe, könnte dies ohne weiteres auf ein Überwiegen des Nicht-Enzym-N im Phloem (Siebröhren!) zurückgeführt werden. Auf jeden Fall ist das Xylemparenchym bezüglich seines Sauerstoffverbrauches dem übrigen Blattstielgewebe in ähnlicher Weise überlegen wie das Phloem.

Auch bei Bezug auf das Frischgewicht ist die Differenz zwischen Xylem- und Phloematmung nicht gesichert ($p = 0{,}55$), wohl aber, wenn

[1] Bei dichtrindigen Stämmen, deren Atmung durch die Sauerstoffzufuhr begrenzt wird (ZIEGLER 1957), sinkt der Q_{10}-Wert mit zunehmender Temperatur und beträgt z. B. für die Buche zwischen 20 und 30° C nur mehr 1,15 (unveröffentlichte Versuche).

Tabelle 1. *O_2-Verbrauch (mm^3/Std bei 25° C) und RQ-Werte der Blattstielgewebe von Heracleum mantegazzianum*
(Mittelwerte ± mittleren Fehler; (*n*) = Zahl der verwerteten Versuche)

	Pro 100 mg Frischgewicht	(*n*)	Pro 100 mg Trockengewicht	(*n*)	Pro 1 mg Gesamt-N	(*n*)
Parenchym . .	3,2 ± 0,36	(6)	30 ± 2,7	(26)	33,8 ± 2,68	(7)
Gesamtleitbündel . .	23 ± 2,03	(16)	116 ± 14,8	(32)	53,6 ± 4,30	(4)
Phloem	22 ± 2,36	(15)	108 ± 14,4	(53)	69 ± 7,62	(16)
Xylem	17,8 ± 1,54	(16)	80 ± 16,1	(27)	58 ± 6,01	(16)

	Pro 1 mg Protein-N	(*n*)	*RQ*-Wert	(*n*)
Parenchym . .	33 ± 3,5	(6)	0,98 ± 0,067	(20)
Gesamtleitbündel . .	103 ± 24,5	(4)	—	
Phloem	115 ± 33	(15)	0,91 ± 0,062	(23)
Xylem	95 ± 23	(16)	0,82 ± 0,068	(20)

man das Trockengewicht zugrunde legt ($p = 0{,}000$); hier macht sich der höhere Anteil der toten Substanz im Xylem bemerkbar.

Die *RQ*-Werte lagen im Durchschnitt für alle Gewebe etwas unter 1 (geringer Anteil von Eiweißveratmung?), doch sind die Unterschiede gering und in keinem Falle statistisch gesichert (Phloem : Xylem, $p = 0{,}63$; Phloem : Parenchym, $p = 0{,}41$; Xylem : Parenchym, $p = 0{,}40$).

Tabelle 2. *Frischgewicht und Gesamtsauerstoff-Verbrauch (pro Stunde bei 25° C) der einzelnen Gewebe eines Blattstieles (Länge 66 cm) nach der Isolierung*

	Frischgewicht	O_2-Verbrauch
Parenchym (+ Abschlußgewebe) .	106,26 g 93%	2332 mm^3 56%
Gesamtleitbündel .	8,24 g 7%	1858,5 mm^3 44%
Phloem	3,623 g 3,1%	965,5 mm^3 23%
Xylem	4,617 g 3,9%	893,0 mm^3 21%

b) Der Einfluß einer allseitigen und einseitigen Zuckerfütterung auf den Sauerstoffverbrauch und den RQ-Wert. KURSSANOW u. TURKINA (1952b) erhielten beim Einbringen der Leitbündel von Zuckerrüben- und Wegerichblattstielen bzw. -blättern in 0,05 mol Saccharoselösung eine vorübergehende Steigerung des O_2-Verbrauches gegenüber der Wasserkontrolle um 17 bzw. 18%; dieselbe Atmungsintensivierung zeigte sich auch, wenn nur ein Bündelende ($^1/_4$ der Gesamtlänge) in die Zuckerlösung gebracht wurde. Bei Rindenstücken 1jähriger *Caragana arborescens*-Triebe (5 cm lang) zeigte sich eine Erhöhung der Sauerstoffaufnahme (allerdings nur um 6%) überhaupt nur bei einseitiger Zuckerzufuhr. KURSSANOW u.

Mitarb. bringen diese Atmungssteigerung in Zusammenhang mit einem aktiven Zuckertransport. Im *Caragana*-Versuch sollte infolge des Fehlens einer Bündelscheide bei allseitiger Fütterung der Zucker dem Gesamtgewebe ohne „aktiven" Transport zur Verfügung stehen, während bei den isolierten Bündeln auch unter diesen Bedingungen ein Eintritt des Zuckers in das Gewebe nur an den Enden erfolgen sollte.

Abgesehen davon, daß diese Folgerungen einer Kritik kaum standhalten (Esau, Currier u. Cheadle 1957), ist es Willenbrink auch nicht gelungen, die Ergebnisse zu reproduzieren, und zwar weder mit demselben Material (*Caragana*-Rinde; bei nur geringfügig — für das geprüfte Problem unwesentlich — veränderten Bedingungen), noch mit den Leitbündeln von *Pelargonium zonale*.

Da sich die Annahme eines direkten Zusammenhanges zwischen Zuckertransport und Energiebereitstellung im wesentlichen auf diese Befunde stützt, wurden entsprechende Experimente auch mit den *Heracleum*-Leitbündeln durchgeführt. Weil bei diesem Objekt keine eventuell diffusionsbehindernde Bündelscheide vorhanden ist, müßte bei allgemeiner Gültigkeit der beschriebenen Vorstellungen zwar nicht das Einbringen der Gesamtbündel, wohl aber eines Endteiles in Saccharoselösung eine zusätzliche „Transportatmung" zur Folge haben.

In den einschlägigen Versuchen führte weder die allseitige Zufuhr (26 Einzelversuche) noch die Fütterung eines Leitbündelendes (1 cm des 60 cm langen Stranges; 52 Einzelversuche) mit jeweils 0,1 mol Saccharose (mit oder ohne Fluoresceinzusatz) zu einer Steigerung des Sauerstoffverbrauches gegenüber den ungefütterten Kontrollen. Auch mit reinem Phloem bzw. Xylem ließ sich unter denselben Bedingungen kein Effekt nachweisen. Ebensowenig war eine signifikante Änderung des *RQ*-Wertes festzustellen.

3. Der Einfluß von KCN auf den Sauerstoffverbrauch der einzelnen Gewebe. Da sich die Stoffleitung in Pelargonien-Blattstielen (Willenbrink) und der Saccharose- (nicht der Hexosen-) Transport in Sojakeimlingen (Nelson u. Gorham 1957) als durch Blausäure hemmbar erwiesen hatten, wurde der Einfluß dieses Giftes auf den Sauerstoffverbrauch unseres Objektes untersucht.

Wie aus Abb. 3 ersichtlich, drückte das Cyanid von der Konzentration 10^{-3} mol an sowohl den Sauerstoffverbrauch des Xylems als auch den des Phloems sehr stark (ähnlich wie in den Versuchen von Turkina u. Dubinina 1953 den der kompletten *Plantago*-Bündel), während das Parenchym völlig unbeeinflußt blieb. Es ist bemerkenswert, daß die Hemmung beim Xylem deutlich und statistisch gesichert ($p = 0{,}000$) stärker war als beim Phloem. Die Abhängigkeit der Hemmung von der Giftkonzentration zeigt im übrigen den für die Blausäurewirkung charakteristischen Kurvenverlauf (vgl. u. a. James 1953a).

Die Cyanidhemmung des Sauerstoffverbrauches der Leitgewebe ist reversibel: Wird nach der Vergiftung die Blausäure durch KOH im Mittelstutzen des Warburggefäßes aus der Versuchslösung und dem Gewebe herausabsorbiert, so wird schließlich die ursprüngliche Atmungsintensität wieder erreicht.

Nach den vielfältigen Erfahrungen mit anderen Objekten (vgl. JAMES 1953b) war zu erwarten, daß die verwendeten KCN-Konzentrationen die Glykolyse nicht beeinflussen würden (wie dies höhere Konzentrationen tun); eine Feststellung der *RQ*-Änderungen bei der Vergiftung zeigte denn auch, daß die Werte beim Phloem und Xylem während der Atmungshemmung merklich stiegen (im Durchschnitt von 12 Versuchen beim Phloem von 0,93 auf 1,23, beim Xylem von 0,90 auf 1,18), die Glykolyse demnach sogar gefördert wird, während der *RQ*-Wert des Parenchyms wieder keinerlei Beeinflussung erkennen ließ.

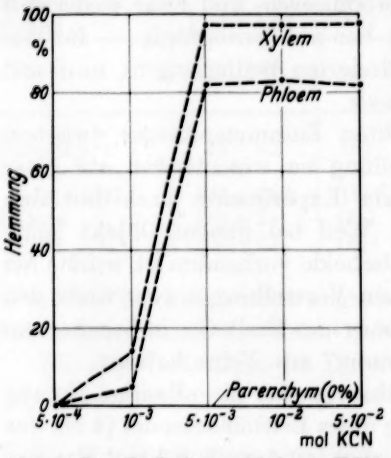


Abb. 3. Der Einfluß verschiedener KCN-Konzentrationen auf den Sauerstoffverbrauch verschiedener Gewebe des Blattstieles von *Heracleum mantegazzianum*

Es ist demnach anzunehmen, daß auch in unseren Experimenten die Atmungshemmung durch die Blausäure auf einer Blockierung von schwermetallhaltigen Endoxydasen, vor allem wohl der Cytochromoxydase, beruht. Gründet sich nun die Resistenz der Parenchymatmung auf das Fehlen oder die vollständige Ersetzbarkeit allein dieses Fermentes (bzw. dieser Fermentgruppe) oder weicht der oxydative Abbau hier noch grundlegender von den Normalverhältnissen ab (wie sie bei den Leitbündeln verwirklicht sind)? Zur Klärung dieser Frage testeten wir vergleichend die Aktivität der Bernsteinsäuredehydrase bei den verschiedenen Geweben des Blattstieles, also des Fermentes, das die Elektronen von der Bernsteinsäure auf die Cytochromkette überträgt.

Wie Abb. 4 zeigt, verläuft mit den Leitgewebs-Homogenaten die Reduktion des Fe^{+++} sehr rasch, was unter den Bedingungen des Versuches die Aktivität der Succinodehydrase erweist. Mit dem Parenchym-Homogenat war zunächst keine derartige Wirkung festzustellen; da aber hier die Konkurrenz des Luftsauerstoffes (mit den Fe^{+++}-Ionen) um den Fermentwasserstoff nicht durch das zugesetzte KCN ausgeschaltet werden kann, ist dies verständlich. Wird der Versuchsansatz mit Stickstoffgas durchspült und dann die randvolle Cuvette mit dem (Vaseline-gedichteten) Falzdeckel geschlossen, so ist auch hier die Aktivität der Bernsteinsäuredehydrase erkennbar.

Es ist demnach wahrscheinlich, daß sich Leit- und Grundgewebe des Blattstieles von *Heracleum mantegazzianum* nur in ihrer Endoxydasen-Ausstattung unterscheiden, der übrige Weg des oxydativen Abbaues aber übereinstimmt.

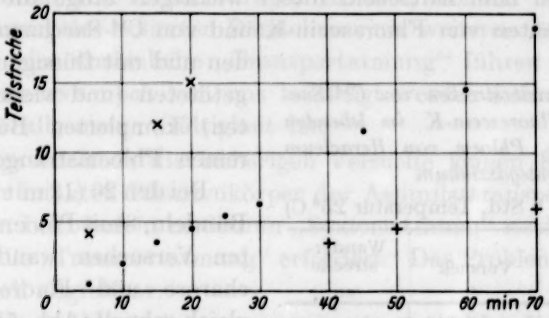


Abb. 4. Abnahme der Lichtabsorption (bei 400 mμ) der Fe^{+++}-Ionen in den Versuchsansätzen als Maß für die Aktivität der Bernsteinsäuredehydrase in den Homogenaten von Phloem: ×, Xylem: • und Parenchym: + (letzteres unter O_2-Abschluß, vergl. Text)

II. Die Stoffleitung in den isolierten Bündeln

Wir haben gesehen, daß die Zuckerapplikation bei unserem Objekt keinerlei charakteristische Änderung des Leitbündelstoffwechsels herbei-

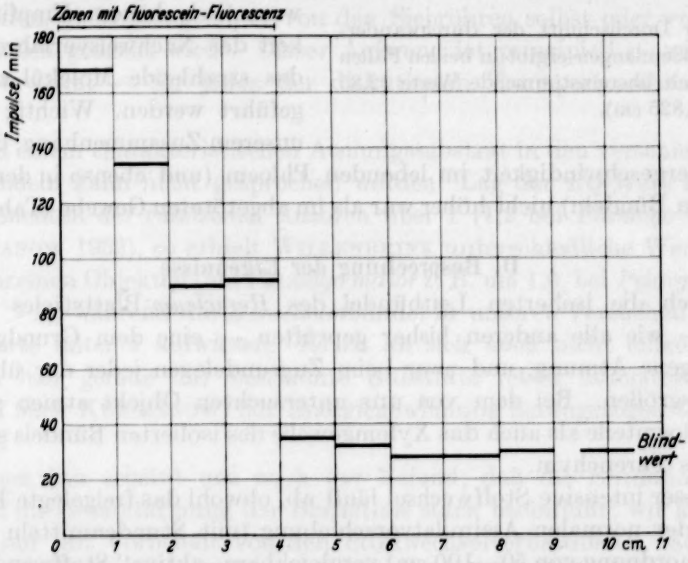


Abb. 5. Wanderstrecken von Fluorescein-K ($2{,}5 \cdot 10^{-3}$ mol) und C^{14}-Saccharose (0,1 mol) in einem isolierten Phloemstrang des *Heracleum*-Leitbündels nach 6stündiger Fütterung (der erste Abschnitt — 1 cm — in die Lösung getaucht). Der Blindwert gibt die Impulsrate des Zählers ohne Beschickung an

führt. Wir könnten daraus schließen, daß die Leitung im Phloem nur besonders labile Strukturen (die durch die hohe, auch bei sistierter

Stoffwanderung fortdauernde Atmung aufrechterhalten werden), nicht aber eine spezielle „Transportatmung" verlangt; allerdings erforderte dieser Schluß den Nachweis einer „aktivierten", die Diffusionsgeschwindigkeit übertreffenden Stoffwanderung auch im isolierten Leitgewebe.

Es wurden zum Entscheid dieser wichtigen Frage die Transportgeschwindigkeiten von Fluorescein-K und von C^{14}-Saccharose in lebenden und mit flüssigem Stickstoff getöteten (und wieder aufgetauten) kompletten Bündeln und reinen Phloemsträngen getestet.

Tabelle 3. *Wanderstrecken von C^{14}-Saccharose und Fluorescein-K im lebenden und abgetöteten Phloem von Heracleum mantegazzianum*

(Versuchsdauer 6 Std, Temperatur 25° C)

	Versuch	Wanderstrecke cm
Lebend	1	3,2
	2	3,0
	3	2,6
	4	2,6
Abgetötet	1	2,8
	2	3,0
	3	2,6
	4	2,9

Der Durchschnitt der durchwanderten Phloemlängen ergibt in beiden Fällen praktisch übereinstimmende Werte (2,85 bzw. 2,825 cm).

Bei den 20 (12 mit kompletten Bündeln, 8 mit Phloem) angestellten Versuchen wanderten Saccharose und Fluorescein stets gleich schnell (Abb. 5). Wenn im ersten 1 cm-Abschnitt, in dem mit der UV-Lampe keine Fluoresceinfluorescenz mehr feststellbar war, zumeist noch eine leicht erhöhte Impulsrate ermittelt wurde, so kann dies auf die noch wesentlich höhere Empfindlichkeit des Nachweisverfahrens für das strahlende Molekül zurückgeführt werden. Wichtig ist in unserem Zusammenhang, daß die Wandergeschwindigkeit im lebenden Phloem (und ebenso in den kompletten Bündeln) nicht höher war als im abgetöteten Gewebe (Tabelle 3).

D. Besprechung der Ergebnisse

Auch die isolierten Leitbündel des *Heracleum*-Blattstieles zeigen also — wie alle anderen bisher geprüften — eine dem Grundgewebe überlegene Atmung, und zwar beim Zugrundelegen jeder der üblichen Bezugsgrößen. Bei dem von uns untersuchten Objekt atmen sowohl die Phloemteile als auch das Xylemgewebe des isolierten Bündels stärker als das Parenchym.

Dieser intensive Stoffwechsel läuft ab, obwohl das freigelegte Bündel keine der normalen Assimilatverschiebung (mit Stundenmitteln in der Größenordnung von 50—100 cm) vergleichbare „aktive" Stoffwanderung zeigt, auch dann nicht, wenn es mit dem natürlichen Wanderzucker, der Saccharose, gefüttert wird. Offenbar werden durch die Isolierung, vielleicht schon durch das Anschneiden, der (unter positivem Druck stehenden!) Phloemelemente die labilen strukturellen Voraussetzungen

für den Normaltransport gestört; eine exakte Analyse der Mechanik des Assimilatferntransportes dürfte deshalb wohl nur an nicht verletztem (jedenfalls nicht angeschnittenem) Leitgewebe möglich sein (vgl. auch WILLENBRINK). Es ist daher auch nicht verwunderlich, daß der Befund von KURSSANOW u. Mitarb., wonach eine einseitige Zuckerfütterung der isolierten Bündel zu einer weiteren Atmungssteigerung durch eine zusätzliche „Transportatmung" führen sollte, weder von WILLENBRINK noch von uns bestätigt werden konnte, jedenfalls sicher keine allgemeine Gültigkeit hat.

Allerdings erlauben die bisherigen Versuche keinen Entscheid dar über, ob im intakten Pflanzenkörper der Assimilattransport neben der an isolierten Leitbündeln meßbaren „Systematmung" noch eine zusätzliche, spezielle „Transportatmung" erfordert. Das Problem scheint aber experimentell angreifbar.

Zweifellos sind die hohen Atmungswerte sowohl im Xylem als auch im Phloem der Leitbündel ein Hinweis auf eine besondere Stoffwechselaktivität. Es ist dabei vor allem an Drüsenfunktionen sowohl der lebenden Zellen des Xylem (Xylemparenchym) als auch bestimmter Phloemelemente (Geleitzellen, Phloemparenchym) zu denken (aktive Wasser-, Salz- und Assimilataufnahme und -abgabe). Im Phloem käme dazu ferner ein spezieller Energiebedarf für die labilen Siebröhrenstrukturen, gleichgültig, ob er von den Siebröhren selbst oder von den Geleitzellen gedeckt wird[1]. Dieser Aufwand ist prinzipiell — wie eingangs erwähnt — für jeden der diskutierten Transportmechanismen nötig.

Von einem charakteristischen Atmungssubstrat in den verschiedenen Leitbündeln kann nicht gesprochen werden: Lag der *RQ*-Wert in den Experimenten der russischen Autoren über 1 (1,2 bei *Plantago maior*, KURSSANOW 1952), so erhielt WILLENBRINK unterschiedliche Werte bei den einzelnen Objekten (bei *Plantago maior* z. B. um 1,0, bei *Pelargonium zonale* > 1), während die *Heracleum*bündel in unseren Versuchen meist *RQ*-Werte unter 1 aufwiesen. Es ist an sich auch nicht einzusehen, warum hier gerade nur bestimmte Substrate (etwa sauerstoffreiche Säuren nach KURSSANOW) zur Energiegewinnung herangezogen werden sollten.

Wesentlich scheint uns noch der Befund, daß die Entnahme der Bündel die Gesamtatmung der Blattstiele stark beeinflußt; wir können daher nur mit Vorbehalt von den Stoffwechselverhältnissen nach der

[1] Die Frage nach der Fähigkeit der Siebröhren zu eigenem Atmungsstoffwechsel ist noch offen; daß der Zapfsaft von Robinienphloem wesentliche Atmungsenzyme nicht enthält (WANNER 1953, ZIEGLER 1956), erklärt sich aus dem elektronenoptisch festgestellten Fehlen von Mitochondrien in diesen Säften (ZIEGLER, unveröffentlicht).

Isolierung auf die Bedingungen im unverletzten Organ schließen. Die beträchtliche Atmungssteigerung durch die Präparation ist zweifellos auf die verbesserte Sauerstoffversorgung zurückzuführen; im Normalzustand scheint demnach die Atmungskapazität durch Schwierigkeiten in der Sauerstoffnachfuhr begrenzt zu sein. Es ist möglich, daß der Effekt bei den voluminösen *Heracleum*blattstielen besonders ausgeprägt ist, doch müssen ähnliche Verhältnisse auch bei anderen Organen in Rechnung gestellt werden.

Möglicherweise hängt die bemerkenswerte Verschiedenheit der Endoxydasenausstattung von Leitgeweben und Parenchym mit diesem Sauerstoffmangel zusammen. Sollte dem Parenchym die Cytochromoxydase fehlen und eventuell durch cyanidresistente Flavoproteide und (oder) bestimmte Cytochrome ersetzt sein — wie dies z. B. für die *Araceen*-Kolben diskutiert wird (JAMES u. BEEVERS 1950) —, so wäre das Leitbündel durch die vielfach stärkere O_2-Affinität seiner Endoxydase gerade bei niederen Sauerstoff-Partialdrucken (vgl. LUNDEGÅRDH 1952, LASER 1952, CHANCE 1952, CHANCE u. PAPPENHEIMER 1954; MARTIN u. MORTON 1955) dem Parenchym weiter überlegen; allerdings belegen unsere Hemmversuche das Fehlen der Cytochromoxydase nicht streng, da ja die fehlende Cyanidempfindlichkeit auch auf der völligen Ersetzbarkeit des normalerweise wohlfunktionierenden Enzyms (vgl. BONNER u. YOCUM 1956, YOCUM u. HACKETT 1957), eventuell auch auf einer für die geringe Oxydationskapazität ausreichenden Restaktivität des Fermentes (vgl. DUCET u. ROSENBERG 1955), beruhen kann. Im ersten Falle aber wäre das Verhältnis der Atmungsintensitäten von Leitgeweben (Xylem und Phloem) und Parenchym in situ in Vergleich zu den Verhältnissen nach der Isolierung noch mehr zugunsten der Leitelemente verschoben.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Das Herauslösen der Leitbündel aus dem Blattstiel von *Heracleum mantegazzianum* erhöht die Atmung des Gesamtgewebes beträchtlich (etwa auf das Doppelte).

2. Auch die *Heracleum*-Leitbündel atmen (wie andere bisher analysierte Leitbündel) wesentlich stärker als das Grundgewebe (bei Bezug auf den Proteinstickstoff etwa 3mal so stark). An dieser intensiven Atmung sind Phloem und Xylem (die sich bei unserem Objekte sauber trennen lassen) in gleicher Weise beteiligt; auch die *RQ*-Werte der beiden Gewebsarten sind nicht charakteristisch verschieden.

3. Während der Sauerstoffverbrauch des Xylems durch KCN-Vergiftung fast vollständig, der des Phloems weitgehend gehemmt wird, erweist sich das Blattstielparenchym als völlig cyanidresistent. Da bei allen Geweben die Bernsteinsäuredehydrase aktiv ist, wird eine verschiedenartige Endoxydasenausstattung angenommen.

4. Der Sauerstoffverbrauch isolierter kompletter Bündel oder reiner Phloem- und Xylemstränge wird durch allseitige oder einseitige Saccharose- oder (und) Fluoresceinzufuhr nicht beeinflußt.

5. Isolierte, lebende *Heracleum*bündel bzw. -phloemstränge leiten C^{14}-Saccharose und Fluorescein-K gleich schnell, doch in keinem Falle rascher als abgetötete Gewebe derselben Art. Die normale Stoffleitung scheint durch die Präparation irreversibel gestört zu werden.

6. Es wird darauf hingewiesen, daß alle derzeit vertretenen Theorien des Assimilattransportes einen Energieaufwand zur Aufrechterhaltung der Funktionsfähigkeit der Leitbahnen erfordern, der allgemeine Nachweis dieser Energiebereitstellung daher keinen Entscheid für eine bestimmte Ansicht herbeiführen kann.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für wesentliche Unterstützung, Fräulein Gertraud Dreisbusch für ihre Mitarbeit.

Literatur

Arisz, W. H.: Transport of organic compounds. Ann. Rev. Plant Physiol. **3**, 109—130 (1952). — Bauer, L.: Zur Frage der Stoffbewegung in den Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen. Planta (Berl.) **42**, 367—451 (1953). — Bonner, W. D., and C. S. Yocum: Spectroscopic and enzymatic observations on the spadix of skunk cabbage. Plant Physiol. **31**, XLI (1956). — Chance, B.: Spectra and reaction kinetics of respiratory pigments of homogenized and intact cells. Nature (Lond.) **169**, 215—221 (1952). — Chance, B., and A. M. Pappenheimer jr.: Kinetics and spectrophotometric studies of cytochrome b_5 in midgut homogenates of *Cecropia*. J. biol. Chem. **209**, 931—943 (1954). — Colowick, S. P., and N. Kaplan: Methods in enzymology, Vol. 1. New York: Academic Press 1957. — Ducet, G., et A. J. Rosenberg: Activités respiratoires chez les végétaux supérieurs. G. biochim. ital-franco-elvetiche **25**, 214—218 (1955). — Esau, K., H. B. Currier and V. I. Cheadle: Physiology of phloem. Ann. Rev. Plant Physiol. **8**, 349—374 (1957). — Huber, B.: Baumphysiologie. Z. Bot. **1958** (im Druck). — James, W. O.: The terminal oxidases of plant respiration. Biol. Rev. **28**, 245—260 (1953a). — The use of respiratory inhibitors. Ann. Rev. Plant Physiol. **4**, 59—90 (1953b). — James, W. O., and H. Beevers: The respiration of *Arum* spadix. A rapid respiration, resistant to cyanide. New Phytologist **49**, 353—374 (1950). — Krebs, H. A.: Metabolism of amino-acids. III. Deamination of amino-acids. Biochem. J. **29**, 1620—1629 (1935). Kurssanow, A. L.: Der Transport der organischen Substanzen in der Pflanze. Bot. Z. **37**, 585—593 (1952) [Russisch]. — Kurssanow, A. L., i M. W. Turkina: Die Atmung der Leitbündel. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **84**, 1073—1076 (1952a) [Russisch]. — Die Atmung der leitenden Gewebe und der Transport der Saccharose. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **85**, 649—652 (1952b) [Russisch]. — Laser, H.: The effect of low oxygen tension on the activity of aërobic dehydrogenases. Proc. roy. Soc. B **140**, 230—243 (1952). — Lundegårdh, H.: Properties of the cytochrome system of wheat roots. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 97—146 (1952). — Martin, E. M., and R. K. Morton: Cytochrome b_3 of microsomes from plant tissues. Nature (Lond.) **176**, 113—114 (1955). — Mason, T. G., and E. J. Maskell: Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. I. A. study of diurnal variation in the carbohydrates in leaf, bark, and wood and the effect of ringing. Amer. J. Bot. **42**, 189—253 (1928). — Nelson, C. D., and P. R. Gorham:

Translocation of radioactive sugars in the stems of soybean seedlings. Canad. J. Bot. **35**, 703—713 (1957). — PÄTAU, K.: Zur Statistischen Sicherung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel). Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943). — PHILLIS, E., and T. G. MASON: Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. III. The polar distribution of sugar in the foliage leaf. Ann. of Bot. **47**, 585—634 (1933). — SCHUMACHER, W., u. M. HÜLSBRUCH: Zur Frage der Bewegung fluoreszierender Farbstoffe im Pflanzenkörper. Planta (Berl.) **45**, 118—124 (1955). — TROLL, W.: Über Leitbündelisolierung in achsenartigen Organen. Planta (Berl.) **36**, 402—410 (1949). — TURKINA, W. M., i I. M. DUBININA: Einige Besonderheiten der Atmung der Leitbündel. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **95**, 199—202 (1953) [Russisch]. — WANNER, H.: Phosphataseverteilung und Kohlenhydrattransport in der Pflanze. Planta (Berl.) **41**, 190—194 (1952). — Enzyme der Glykolyse im Phloemsaft. Ber. schweiz. bot. Ges. **63**, 201—212 (1953). — WILLENBRINK, J.: Über die Hemmung des Stofftransports in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungsenzyme. Planta (Berl.) **48**, 269—342 (1957). — YOCUM, C. S., and D. P. HACKETT: Participation of cytochromes in the respiration of the aroid spadix. Plant Physiol. **32**, 186—191 (1957). — ZIEGLER, H.: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta (Berl.) **47**, 447 bis 500 (1956). — Über den Gaswechsel verholzter Achsen. Flora (Jena) **144**, 229—250 (1957). — ZIMMERMANN, M. H.: Translocation of organic substances in the phloem oft trees. Harvard University Symp. on Tree Physiol. April 1957, Abstracts of Papers, S. 6.

Privat-Dozent Dr. H. ZIEGLER,
München, Forstbotanisches Institut, Amalienstr. 52

Planta, Bd. 51, S. 201—222 (1958)

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen

ÜBER DIE WIRKUNG VON GIBBERELLIN AUF ENTWICKLUNG UND BLÜTENBILDUNG DER KURZTAGPFLANZE KALANCHOE BLOSSFELDIANA*

Von

RICHARD HARDER und ROBERT BÜNSOW

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. Januar 1958)

Aus der Kulturflüssigkeit des Ascomyceten *Gibberella fujikuroi*, der seit Jahrzehnten in Japan als Erreger einer mit abnorm gesteigertem Längenwachstum verbundenen Krankheit der Reispflanzen bekannt ist, hat man Substanzen, die Gibberelline, isoliert, mit denen man bei sehr zahlreichen Pflanzen starkes Streckungswachstum der Zellen, z. T. auch gesteigerte Zellteilungen hervorrufen kann (Literaturübersicht bei STOWE und YAMAKI 1957; BRIAN und GROVE 1957).

Erst kürzlich ist entdeckt worden, daß auch die Blütenbildung durch die Gibberelline beeinflußt wird. Als erster hat LANG (1956a, b) über positive Erfolge bei *Hyoscyamus niger* berichtet. Die zweijährige Rasse des Bilsenkrauts kommt bekanntlich nur zum Schossen und Blühen, wenn sie eine Kälteperiode durchgemacht hat. LANG gelang es, die Pflanzen auch ohne Vernalisation durch Gibberellinbehandlung zur Weiterentwicklung aus dem Rosettenstadium zu bringen. An diese Beobachtung schloß sich nun rasch eine größere Zahl von voneinander unabhängigen und meist fast gleichzeitigen Publikationen an, an denen einerseits LANG selbst mit beteiligt war (1956c, d; 1957), in Amerika außerdem hauptsächlich die Gruppe um WITTWER und BUKOVAC (1957a, b), in Deutschland wir (BÜNSOW u. HARDER 1956a, b, 1957; HARDER u. BÜNSOW 1956, 1957) und in Italien und Australien LONA (1956a, b) und CARR (1957).

Es stellte sich bald heraus, daß für das Zustandekommen des Blühens durch das Gibberellin nicht nur gegebenenfalls das Kältebedürfnis des Objektes eine Rolle spielt, sondern auch seine photoperiodische Eingruppierung; außerdem offenbar auch noch das zunächst nicht näher zu definierende Verhalten der einzelnen Arten, ja sogar Rassen. Während Langtagpflanzen im großen ganzen relativ leicht in der ihnen nicht genehmen Tageslänge durch Gibberellin zum Blühen zu bringen sind, ist das bei Kurztagpflanzen bisher nicht gelungen. Um entscheiden zu können, ob dieses unerwartete Verhalten der Kurztagpflanzen lediglich auf einem allgemeinen Unvermögen beruht, auf Gibberellin zu reagieren,

[1] Herrn Professor O. RENNER zum 75. Geburtstag.

oder ob das Gibberellin bei ihnen im Gegensatz zu den Langtagpflanzen die Blütenbildung spezifisch hemmt, haben wir mit der Kurztagpflanze *Kalanchoë bloßfeldiana* Versuche gemacht, über die nachstehend berichtet werden soll.

A. Material und Methodik

Das von uns benutzte *Gibberellin* stammt von Dr. F. H. STODOLA, Peoria, Ill., USA; es enthält Gibberellinsäure und Gibberellin A_1 (BRIAN u. GROVE 1957; STOWE u. YAMAKI 1957). Die Substanz wurde in einigen Tropfen Äthylalkohol gelöst und mit bidestilliertem Wasser verdünnt. Sie wurde mit einer Injektionsspritze in die Blätter eingespritzt oder auf den Vegetationspunkt der Pflanzen getropft. Für die Betröpfelung wurde der Lösung eines der im Pflanzenschutz üblichen Benetzungsmittel (PL/ON, BASF; vgl. LANG 1956a) zugesetzt; die Konzentration der Nebenbestandteile überschritt nie 0,05%. Zur Kontrolle diente eine Lösung mit gleichen Zusätzen, jedoch ohne Gibberellin. Die Lösungen wurden bei 2° C aufbewahrt und ihre Temperatur wurde vor Gebrauch der der Pflanzen angeglichen.

Für die Untersuchungen wurde die von uns seit fast 2 Jahrzehnten benutzte Rasse von *Kalanchoë bloßfeldiana* verwendet (HARDER 1946). Die Pflanzen wurden im Alter von 5(—7) Monaten in den Versuch genommen. Sie hatten dann 9(—14) dekussiert stehende Blattpaare. Alle Seitentriebe wurden frühzeitig ausgebrochen; außerdem wurden vor Versuchsbeginn an allen Pflanzen die Keimblätter, die Primärblätter und das 1. Laubblattpaar entfernt. Der Pflanzenvorrat wurde im Versuchsgewächshaus im Langtag gehalten [von Mai bis August in natürlicher Tageslänge, von September bis April ebenfalls in natürlicher Tageslänge mit 2stündigem elektrischen Störlicht (500—1000 Lux) in der Mitte der Dunkelzeit; HARDER u. BODE 1943].

Die Versuche wurden in *drei Hauptgruppen* durchgeführt.

Bei der *I. Hauptgruppe* standen alle Pflanzen *im Langtag* und erhielten in verschiedener Weise und Menge *Injektionen von Gibberellin in eines ihrer Laubblätter*.

Die Pflanzen (Aussaat am 17. 1. 56) waren bei Versuchsbeginn etwa 9 cm hoch und hatten 9 Blattpaare. Da die unteren Blätter einschließlich des ersten Laubblattpaares entfernt wurden, trugen die Versuchspflanzen also sechs Laubblattpaare.

In eines der Blätter des dritten Laubblattknotens von unten wurde ab 8. 6. 0,1 ml Gibberellinlösung gespritzt, und zwar immer in das gleiche Blatt. Nach Heranwachsen der jüngeren Blätter wurde die Injektion ab 14. 6. am 5. und schließlich ab 21. 6. am 7. Wirtel der gleichen Orthostiche ausgeführt. Die Behandlung dauerte 30 Tage; sie wurde aber nur bei $^1/_3$ der Pflanzen täglich, bei einem weiteren Drittel an jedem zweiten und bei dem Rest nur an jedem dritten Tag ausgeführt. Jede dieser Gruppen wurde mit vier verschiedenen Konzentrationen von Gibberellin gespritzt, nämlich 50, 10, 1 und 0,1 mg/l. So entstanden 12 Gruppen von Pflanzen, von denen die *stärkst behandelten im Laufe des Versuchs im ganzen 150 µg und die schwächst injizierten 0.1 µg Gibberellin je Pflanze erhielten.* Zwei weitere Gruppen bekamen als Kontrollen überhaupt kein Gibberellin, sondern ihnen wurde an jedem 3. Tag 0,1 l Wasser (+ Äthylalkohol) verabfolgt. Bei einer der beiden Kontrollgruppen erhielt das jeweilige Injektionsblatt außerdem noch Kurztag. Diese 14 Gruppen wurden nun nochmals in 3 Reihen unterteilt, und zwar blieben bei Reihe 1 die 6 Blattetagen aller 4 Orthostichen stehen, bei den anderen beiden wurde

die der Orthostiche mit dem Versuchsblatt gegenüberstehende Blattreihe weggeschnitten, so daß diese Pflanzen also nur 3 Blattreihen hatten; oder es wurden auch noch die Blätter der beiden seitlichen Orthostichen abgenommen, so daß nur eine Blattreihe stehen blieb. Im ganzen umfaßte der Versuch also 42 Gruppen. Alle wichtigeren Gruppen wurden mit 9—12 Pflanzen durchgeführt; bei den anderen konnte man sich mit weniger Pflanzen begnügen. Versuchsbeginn 8. 6. 56.

Bei der *II. Hauptgruppe* wurden die Pflanzen durch Kurztagbehandlung *photoperiodisch induziert* und *erhielten außerdem Gibberellin.*

Die 144 Pflanzen (gleiche Aussaat wie bei Hauptgruppe I) wurden in 4 Reihen von 36 Stück und diese wieder in 4 Untergruppen von 9 Stück aufgeteilt (Tabelle 1).

Tabelle 1. *Gibberellin- und Kurztagsgaben in Hauptgruppe II*
16 Gruppen zu je 9 Pflanzen = 144 Pflanzen

	A				B	C	D
	Anzahl der Kurztage						
	3				5	8	0
	a	b	c	d			
Gibberellinbehandlung . .	300 μg injiziert	38 μg aufgetropft	Kontr. zu a ohne Gibb.	Kontr. zu b ohne Gibb.	a, b, c, d bei B, C und D wie bei A		

Von den 36er Reihen erhielt die eine (A) ab 23. 6. drei, die zweite (B) fünf und die dritte (C) acht Kurztage (Lichtzeit von 9—17 Uhr), die vierte blieb als Kontrolle im Langtag (Tab. 1). In jeder Reihe bekam die Hälfte der Pflanzen (je 18 Stück) Gibberellin, und zwar erhielt die eine 9ergruppe Injektionen (a), die andere wurde betröpfelt (b); die beiden anderen Gruppen (c, d) jeder Reihe dienten als Kontrollen und wurden mit gibberellinfreier Lösung injiziert bzw. betröpfelt. Zur Injektion wurden an 6 aufeinanderfolgenden Tagen in jedes der Blätter der 5 untersten Blattpaare täglich 0,1 ml Gibberellinlösung eingespritzt; jede Pflanze erhielt also täglich 1, insgesamt 6 ml. Die Konzentration war 50 mg/l, so daß jeder Pflanze 300 μg verabfolgt wurden. Beim Auftröpfeln erhielten die Pflanzen während 9 Tagen vormittags und nachmittags je einen (im ganzen also 18) Tropfen auf die Endknospe, wo die Lösung sich zwischen den jüngsten Blättern verteilte. Jeder Tropfen enthielt $^1/_{24}$ ml der obiger Konzentration; jede Pflanze bekam also 38 μg Gibberellin. Versuchsbeginn 23. 6. 56.

In der *III. Hauptgruppe* wurden den Pflanzen alle *Blätter bis auf 2 senkrecht übereinander stehende* abgenommen, und diese wurden in variierter Weise *mit verschiedener Tageslänge* und *Gibberellin* behandelt.

Die Pflanzen stammten aus einer Aussaat vom 30. 5. 56 und hatten daher eine mittlere Länge von 28 cm mit durchschnittlich 14 Blattpaaren. Die beiden an den

Pflanzen verbliebenen Blätter standen am 8. und 10. Knoten; während des Versuchs neu hinzukommende Blätter wurden frühzeitig entfernt. Jedes der beiden Blätter erhielt Kurztag oder Langtag mit oder ohne Gibberellin, oder eines von ihnen wurde abgeschnitten. Die so bestehenden Kombinationsmöglichkeiten sind aus Tab. 4 ersichtlich. Jede der 25 Möglichkeiten wurde mit 8 Pflanzen durchgeführt (insgesamt kamen also 200 Pflanzen in den Versuch). Die Blätter erhielten ab 10. 1. 57 drei Injektionen (je eine am 1., 7. und 13. Versuchstag) von je 0,05 ml einer Lösung von 50 mg Gibberellin im Liter. Jeder Pflanze wurden also durch jedes Blatt 7,5 μg Gibberellin gegeben; wenn beide Blätter Gibberellin erhielten, bekamen die Pflanzen 15 μg. Die Kurztagsbehandlung dauerte 18 Tage ab 10. 1. 57 (Lichtzeit von 8—16 Uhr). Versuchsbeginn 10. 1. 57.

B. Ergebnisse

I. Sprosse

In allen drei Hauptgruppen wurde das *Längenwachstum* der Sprosse durch das Gibberellin *stark gefördert*. In Hauptgruppe I standen die

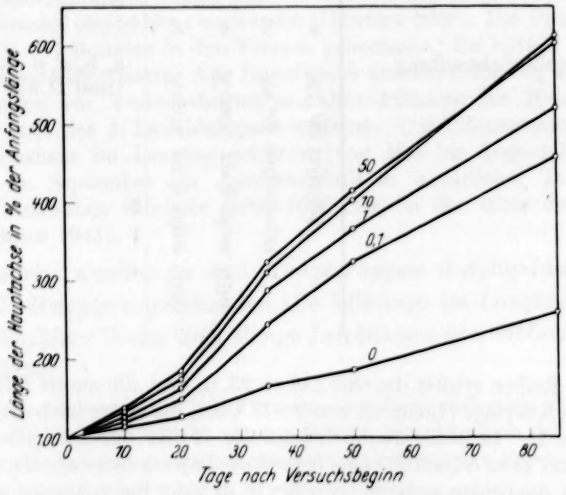


Abb. 1. Einfluß der Gibberellinkonzentration (0—50 mg/l) auf die Länge der Hauptachse im Langtag (Hauptgruppe I). Injektion von 0,1 ml in ein Laubblatt. Mittelwerte aus allen Injektionsintervallen (täglich, jeden 2. und jeden 3. Tag). Versuchsbeginn 8. 6. 56. Dauer der Behandlung 30 Tage

Pflanzen also im Langtag und eines ihrer Blätter erhielt einen Monat lang eine Injektion von Gibberellin in verschiedener Konzentration und verschiedener zeitlicher Zuteilung. In Abb. 1 ist die Länge der Hauptachse graphisch dargestellt und zwar in Prozenten der Länge bei Beginn des Versuchs. *Mit zunehmender Konzentration* der Gibberellinlösung (0,1 bis 50 mg/l) wurde die Wirkung bis 10 mg/l eindeutig *größer*; durch 50 mg/l fand keine gesicherte weitere Steigerung mehr statt.

Den Pflanzen in Abb. 2 wurde das Gibberellin an jedem zweiten Tag injiziert. Wurde täglich oder nur an jedem dritten Tag gespritzt, so

wurde das Ergebnis dadurch nicht wesentlich geändert. Eine Injektion an jedem dritten Tag genügte also, um eine maximale Wirkung des Gibberellins hervorzurufen. Die Zahl der an der Pflanze verbliebenen Blattreihen war ohne nennenswerten Einfluß.

Sowohl die oberhalb wie unterhalb des mit Gibberellin injizierten Blattes stehenden Internodien verlängerten sich; das obere gelegentlich etwas mehr als das untere. Das Gibberellin wurde also *nicht nur nach oben, sondern auch nach abwärts geleitet.*

Abb. 2. Förderung des Wachstums durch verschiedene Gibberellinkonzentrationen im Langtag. Von links nach rechts 50, 10, 1, 0,1 und 0 mg/l. Jeden 2. Tag Injektion von 0,1 ml in 1 Blatt. Dauer der Behandlung 30 Tage. Alle Pflanzen sind vegetativ geblieben. Versuchsbeginn 8. 6. 56. Phot. 8. 8. 56. (Hauptgruppe I)

Das Austreiben der *Seitenachsen* war bei den mit Gibberellin behandelten Pflanzen gefördert.

Ob die Pflanzen sich im *Lang- oder Kurztag* befanden, war ohne wesentlichen Einfluß auf die Wirkung des Gibberellins. Bei den Kurztagexemplaren von *Kalanchoë bloßfeldiana* ist bekanntlich die Länge der Internodien immer geringer als bei den Langtagindividuen. In Hauptgruppe II erhielt ein Teil der Pflanzen 8tägigen Kurztag, wodurch allerdings noch kein sehr starkes Zurückbleiben im Längenwachstum gegenüber den Langtagexemplaren bedingt wurde. Bei den mit Gibberellin behandelten Pflanzen trat sowohl im Langtag wie im Kurztag eine etwa gleichstarke Verlängerung der Internodien ein (Abb. 3), und in keinem Fall wurde die relative Kleinheit der Kurztagexemplare gegenüber den Langtagindividuen durch das Gibberellin beseitigt. Es

wurde auch niemals die Zahl der Blattpaare an den Kurztagpflanzen durch das Gibberellin erhöht.

Über die Wirkung der *Injektion* in das Blatt und das *Auftröpfeln* des Gibberellins auf den Vegetationspunkt geben die Versuche der Hauptgruppe II Auskunft. In die Pflanzen wurden entweder 300 μg Gibberellin in die 10 untersten Blätter der Pflanze eingespritzt (bei Versuchsbeginn standen dann noch 3 Blattpaare bis zum Gipfel) oder 38 μg auf den Endvegetationspunkt geträufelt. In der Wirkung zeigte sich kein wesentlicher Unterschied. Wenn auch aus Abb. 2 deutlich hervorgeht, daß der Gibberellineffekt mit zunehmender Konzentration steigt, so war bei diesem Versuch der Einfluß von 38 aufgetröpfelten μg etwa der gleiche, wie der von 300 injizierten μg. Die *direkte Einwirkung auf den Vegetationspunkt* und seine jungen Gewebe war daher *offenbar sehr wesentlich wirksamer* als die Einspritzung in die vom Vegetationspunkt entfernteren Blätter.

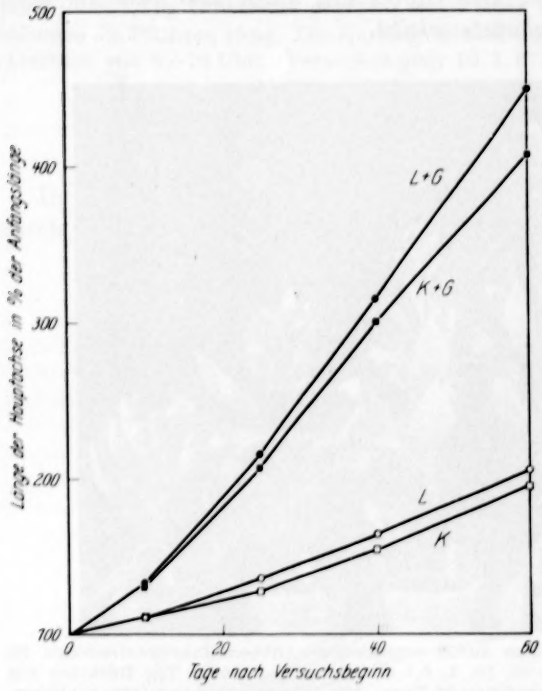


Abb. 3. Pflanzen in Dauerlangtag (L) und in Langtag nach 8tägiger Kurztaginduktion (K). Ab Versuchsbeginn wurden während 6 Tagen täglich in jedes der 10 untersten Blätter 0,1 ml Gibberellin (50 mg/l) injiziert. $L + G$, $K + G$ Gibberellinpflanzen. Versuchsbeginn 23. 6. 56. (Hauptgruppe II)

Bei den Versuchen der Hauptgruppe III, in denen die Pflanzen aller Blätter bis auf 2 übereinanderstehende beraubt wurden, wurden die Blätter außer mit Gibberellin auch noch in verschiedener Weise photoperiodisch behandelt, um den Pflanzen Blühimpulse zu geben (Blütenbildung s. unten). Es ergaben sich zwei deutlich getrennte Zuwachsgruppen: die eine mit einem mittleren Zuwachs von 8% ($\pm$0,3) und die andere mit einem solchen von 32% ($\pm$1,2). Zur ersten Gruppe gehörten alle Versuchsanordnungen, bei denen keines der Blätter Gibberellin bekam, die zweite umfaßte alle diejenigen Pflanzen, bei denen eines der Blätter oder beide mit Gibberellin injiziert wurden. *Ob dabei das obere oder das untere Blatt oder beide Gibberellin erhielten, und ob es sich dabei um Langtag- oder Kurztagblätter handelte, war ohne Einfluß.*

II. Blätter

Hyponastie. Die Blätter zeigten nach Gibberellingabe — im Gegensatz zu der Wirkung von Auxinen — im allgemeinen *starke Hyponastie* (Abb. 4).

Blattgröße. Durch das Gibberellin wurden die Blätter *wesentlich größer* (Abb. 5). Außerdem änderte sich bei ihnen auch das Verhältnis Länge : Breite, und zwar sowohl im Lang- wie im Kurztag. Im Extrem war das Verhältnis im Langtag ohne Gibberellin 2,0, mit Gibberellin 3,2, und im Kurztag 2,6 bzw. 5,6; es bestanden also Differenzen von 60 und 116%. Die *Länge wurde* also *stärker gesteigert* als die Breite, wobei die spezifische Gestalt des Kurztagblattes noch stärker verändert wurde als die des Langtagblattes.

Abb. 4

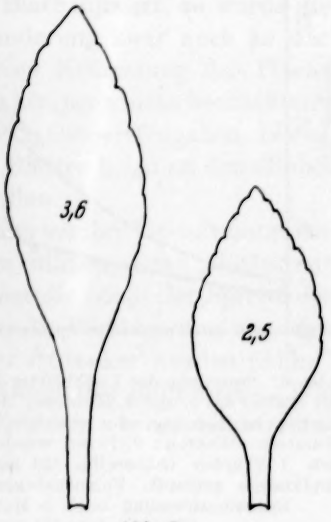


Abb. 5

Abb. 4. Hyponastie der Laubblätter. Beide Pflanzen erhielten 5 Kurztage, die rechte außerdem während 6 Tagen täglich in jedes der 10 untersten Blätter 0,1 mg Gibberellin (50 mg/l). Versuchsbeginn 23. 6. 56. Phot. 8. 8. 56. (Hauptgruppe II)

Abb. 5. Das linke Blatt stammt vom 9. Knoten einer Pflanze, der während 6 Tagen täglich in jedes der 10 untersten Blätter (am 2. bis 6. Knoten von unten) 0,1 ml Gibberellin (50 mg/l) injiziert wurde; das rechte Blatt vom entsprechenden Knoten einer Kontrollpflanze. Pflanzen im Langtag. Versuchsbeginn 23. 6. 56. Photokopiert nach 5 Monaten. (Hauptgruppe II.) $^2/_3$ nat. Größe

Succulenz. Bei *Kalanchoë bloßfeldiana* wird die Succulenz der Blätter bekanntlich sehr stark durch den Kurztag gesteigert (Harder u. v. Witsch 1940). In einem der Versuche der Hauptgruppe I hatte sie im *Langtag* an zwei senkrecht übereinander stehenden Blättern am 5. und 11. Wirtel die Werte 0,80 und 0,61; wurde aber einige Monate vor der Messung an einem darunterstehenden Wirtel ein Blatt der gleichen Orthostiche in den Kurztag gebracht, so stieg der Succulenzgrad auf

1,14 bzw. 0,69, also um 43 bzw. 13%. Erhielt ein Blatt gleichen Ranges statt des Kurztagsäckchens aber Gibberellininjektionen (jeden dritten Tag 50 mg/l), so blieb die Succulenz in den Blättern am 5. und am 11. Wirtel unter dem normalen Langtagwert: sie erreichte nur 0,75 bzw. 0,47; durch das Gibberellin wurde die Succulenz also um 6 bzw. 23% gesenkt. Ähnliche Beobachtungen wurden an allen Blättern aller Pflanzen gemacht. Das *Gibberellin wirkte stets* — gleichsinnig wie der Langtag — *succulenzmindernd*, und zwar drückte es im Langtag die Succulenz unter den Normalwert hinab.

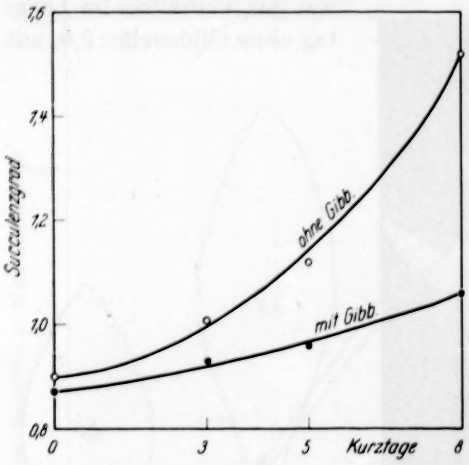


Abb. 6. Succulenz der Laubblätter (Mittelwerte der Blätter des 5. und 6. Knotens). Die Pflanzen blieben im Langtag oder erhielten 3, 5 und 8 Kurztage. Während 9 Tagen wurde 2mal täglich 1 Tropfen Gibberellin (50 mg/l) auf die Endknospe getropft. Versuchsbeginn 23. 6. 56, Succulenzmessung nach 5 Monaten. (Hauptgruppe II)

Auch im *Kurztag* wirkte das Gibberellin succulenzmindernd. Abb. 6 stammt aus einem der Versuche der Hauptgruppe II, in der die Pflanzen Kurztag und gleichzeitig Gibberellin erhielten. Die Succulenz der Blätter war natürlich um so größer, je mehr Kurztage die Pflanzen bekamen. Durch gleichzeitige Injektion von Gibberellin wurde die Succulenz stark herabgedrückt; sie blieb aber auch bei nur 3 Kurztagen noch höher als bei den Blättern im Langtag, die kein Gibberellin, sondern nur Kontrollösung erhalten hatten.

Der Succulenzgrad ist natürlich abhängig von der Oberfläche des Blattes und seinem Wassergehalt. Er ändert sich, wenn einer dieser Punkte oder beide sich ändern. Um dem nachzugehen, wurden an Pflanzen der Hauptgruppe I (Injektion von 50 mg/l Gibberellin an jedem 3. Tag in 1 Blatt) Oberfläche, Frischgewicht, Trockengewicht und Wassergehalt bestimmt. Die Messungen wurden an den 6 Blättern derjenigen Orthostiche gemacht, die das Gibberellinblatt bzw. ein Kurztagsblatt (ohne Gibberellingabe) enthielt (Tab. 2). Durch das Gibberellin wurde die Oberfläche um 19% und der Wassergehalt um 12% erhöht und das Trockengewicht um 26% herabgesetzt. Bei einem anderen Versuch waren die entsprechenden Werte +15%, +8% und −25%. Bei den Sproßachsen nahm der Wassergehalt ebenfalls zu (+149%), aber auch das Trockengewicht wurde bedeutend höher (+60%).

„*Krumme Blätter*". Bringt man an einer *Kalanchoë*-Langtagpflanze ein Blatt durch ein Säckchen in Kurztag, so werden die senkrecht über diesem Blatt stehenden Blätter kleiner und succulenter, und die im rechten Winkel dazu stehenden Blätter werden krumm (Harder u.

Tabelle 2. *Veränderung des Mittelwertes von Trockengewicht, Wassergehalt und Oberfläche der Blätter einer Orthostiche von Pflanzen im Langtag, an denen 1 Blatt der Orthostiche Gibberellin oder Kurztag erhielt*

Orthostiche	Trockengewicht mg	Wassergehalt mg	Oberfläche mm²
Mit 1 Gibberellinblatt	125	1280	1752
Mit nur Langtagblättern	170	1139	1477
Mit 1 Kurztagblatt	145	1738	1499

GÜMMER 1944). Wurde Gibberellin in ein Blatt injiziert, so wurde die Flächenvergrößerung und die Succulenzminderung zwar auch an den darüberstehenden Blättern nachweisbar, eine Krümmung der Fläche in den seitlich stehenden Blattreihen ließ sich hingegen nicht beobachten[1].

Lebensdauer der Blätter. Sie wurde durch Gibberellingaben, besonders wenn sie reichlich waren, verkürzt; die Blätter fielen an den Gibberellinpflanzen früher ab als an den Kontrollen.

Blütenblätter. Auch die Blütenblätter änderten ihre Gestalt unter der Gibberellinwirkung. Kam eine Pflanze zum Blühen, deren Blätter mit Gibberellin behandelt worden waren, so *nahm die Länge* der Spreite der Kronblätter *zu*, teilweise auch deren Breite; die Verlängerung war aber fast immer stärker, so daß die Kronblätter schlanker wurden (Abb. 7 links). Besonders auffällig war die große Länge des Blütenstiels. Wie bei den Laubblättern zeigten auch die Kronblätter der Gibberellinpflanzen auffällige *Hyponastie*.

III. Blütenbildung

Auf den ersten Blick könnte man aus den Abb. 4 und 8 den Schluß ziehen, daß bei der langen, mit Gibberellin behandelten Pflanze die Blütenbildung gefördert sei. Das wäre aber eine Täuschung, die durch die sehr starke Streckung aller Internodien durch das Gibberellin entsteht.

Bei Beginn unserer Untersuchungen versuchten wir, bei *Kalanchoë* Blütenbildung durch das Gibberellin im Langtag hervorzurufen. Bei den sehr zahlreichen Pflanzen der Hauptgruppe I, die alle im Langtag standen, hat sich aber in keinem Fall auch nur der allererste Anfang einer Andeutung einer Inflorescenzbildung gezeigt. Dabei war in diesem Versuch die Konzentration des Gibberellins zwischen 0,1 und 50 mg/l abgestuft, und der Versuch wurde auch anderweitig mannigfach variiert.

[1] Zu gleichem Resultat führten noch unpublizierte Versuche, die Herr PENNER bei uns über den Einfluß des Gibberellins auf die Brutknospenbildung an den Blatträndern von *Bryophyllum* gemacht hat. Auch hier fand eine Wirkung entlang den Orthostichen statt, jedoch nicht halbseitig verschieden in den „Querblättern". Über diese Versuche wird Herr PENNER noch ausführlich berichten.

In seltenen Fällen können bei *Kalanchoë bloßfeldiana* auch im Langtag Inflorescenzen auftreten; die Häufigkeit dieser „Teufel", wie wir sie nennen, wurde durch das Gibberellin in keiner Weise gesteigert.

In der Hauptgruppe II erhielten die Pflanzen 0, 3, 5 und 8 Kurztage und z. T. Gibberellin, und zwar sowohl injiziert wie auch auf die Endknospe getröpfelt. Tabelle 3 zeigt, daß auch in diesem Versuch *in keinem Fall die Blütenbildung durch das Gibberellin gefördert wurde.* Die

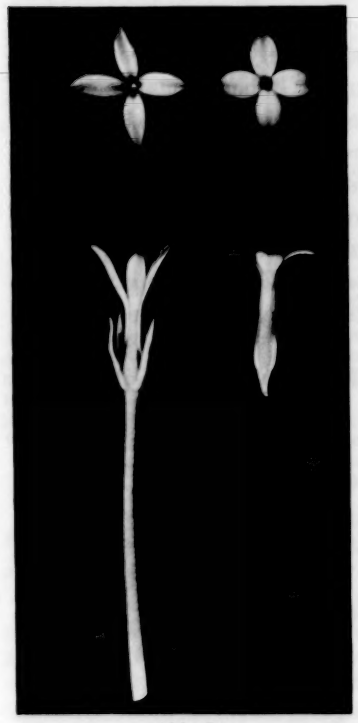


Abb. 7

Abb. 8

Abb. 7. Einfluß des Gibberellins auf die Blüten. Pflanzen im Langtag, bei Versuchsbeginn 3 Kurztage. Den Pflanzen, von denen die beiden linken Blüten stammten, wurde außerdem während 6 Tagen täglich in jedes der 10 untersten Blätter 0,1 ml Gibberellinlösung (50 mg/l) injiziert. Versuchsbeginn 23. 6. 56. Phot. 16. 10. 56. (Hauptgruppe II.) Schwach vergrößert

Abb. 8. Bei Versuchsbeginn 8 Kurztage. Der linken Pflanze wurde während 6 Tagen täglich 0,1 ml Gibberellin (50 mg/l) in jedes der 10 untersten Blätter injiziert. Versuchsbeginn 23. 6. 56. Phot. 16. 10. 56. (Hauptgruppe II)

eine blühende Pflanze im Langtag mit Gibberellin war zweifellos ein „Teufel", sie hatte auch nur eine einzige Blüte. Bei sämtlichen Pflanzen des Versuchs, die einen Blühimpuls durch Kurztag bekommen hatten,

Tabelle 3. *Hemmung der durch Kurztagexposition induzierten Blütenbildung durch Gibberellin*

Kurztage	Gibberellin	Versuchspflanzen	davon vegetativ	mit verlaubten Inflorescenzen	mit unverlaubten Inflorescenzen	Sichtbarwerden der Inflorescenzanlagen (Tage)	mittlere. Blütenzahl
0	ohne	18	18	0	0		0
	mit	18	17	1*	0		0,06
3	ohne	18	1	17	0	25,5	3,8
	mit	18	15	3	0	21,7	0,2
5	ohne	18	0	6	12	22,6	125,5
	mit	18	0	18	0	20,6	4,6
8	ohne	17	0	0	17	20,9	458,4
	mit	18	0	18	0	23,1	60,7

* „Teufel" mit 1 Blüte.

wurde das Blühen durch das Gibberellin stets gehemmt. Die Blütenbildung wurde aber auch nicht *völlig* durch das Gibberellin unterdrückt, denn die Pflanzen kamen z. T. zum Blühen. Aber keine von ihnen hatte normale Inflorescenzen, sondern höchstens verlaubte Blütenstände mit wenigen Blüten. In der Gruppe mit 3 Kurztagen gelangten nur 3 Gibberellinpflanzen zum Blühen und erzeugten im ganzen nur 4 Blüten; von den 18 Kontrollen blieb hingegen nur eine vegetativ. Je nach der Zahl der Kurztage (3, 5 und 8) hatten die Kontrollen im Mittel 3,8, 125,5 und 458,4 Blüten; die mit Gibberellin injizierten (oder betröpfelten) Pflanzen hingegen nur 0,2, 4,6 und 60,7. Die Blütenbildung war also völlig eindeutig gehemmt (Abb. 9). Wie schon gesagt, waren die Inflorescenzachsen aber sehr stark gestreckt, so daß die Blütenstände sehr groß waren.

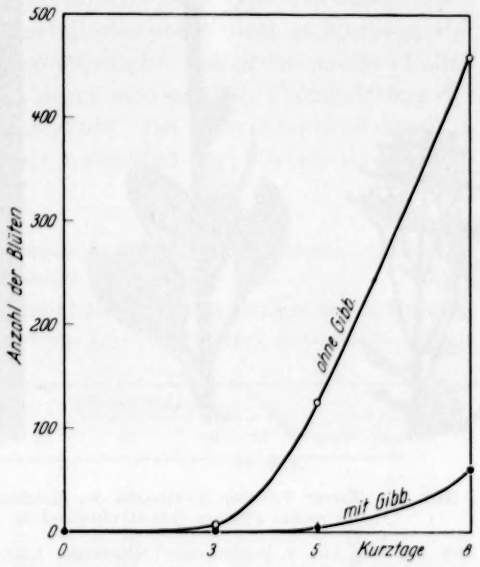


Abb. 9. Blütenbildung nach 3, 5 oder 8 Kurztagen. Das Gibberellin (50 mg/l) wurde während 6 Tagen injiziert (täglich 0,1 ml in jedes der 10 untersten Blätter). Versuchsbeginn 23. 6. 56. (Hauptgruppe II)

Bei den zur Blütenbildung gelangenden Pflanzen war sehr auffällig die Tendenz zum *Rückschlag der Inflorescenzen in vegetatives Wachstum.*

Abb. 10 gibt das Aussehen einer der Pflanzen aus der Serie der Abb. 8 am 4. 12. wieder (Abb. 8 wurde am 16. 10. photographiert). Überall traten an den Enden der Inflorescenzäste Laubblätter auf; die Inflorescenz wuchs also vegetativ aus. Bei der gibberellinfreien Kontrolle hin-

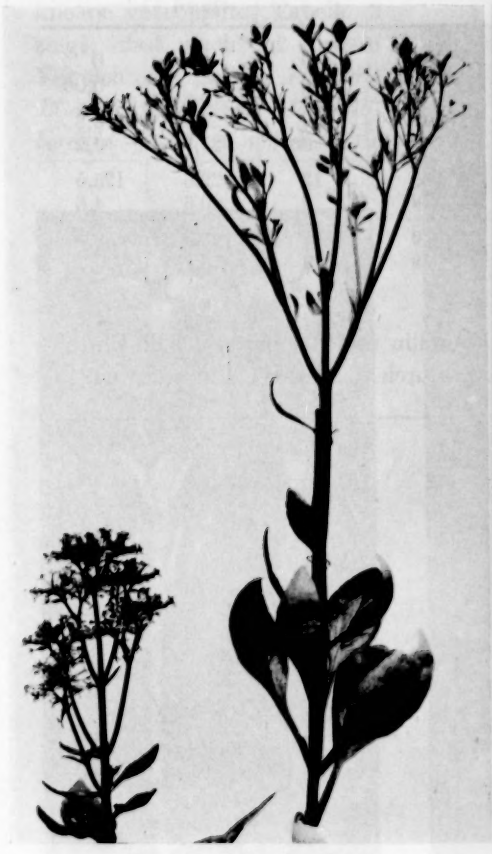


Abb. 10

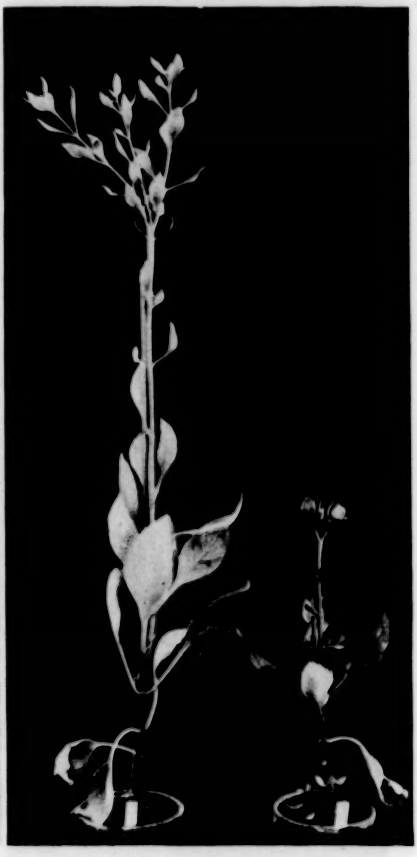


Abb. 11

Abb. 10. Oberer Teil von 2 Pflanzen der gleichen Serie wie in Abb. 8 am 4. 12. 56. Die rechte Pflanze erhielt Gibberellin, die linke ist die Kontrolle

Abb. 11. Wie Abb. 8, jedoch nur 3 Kurztage. Linke Pflanze mit, rechte ohne Gibberellin

gegen hatte sich kein Zuwachs gebildet; die Pflanze erzeugte Früchte und Samen und dann starb die ganze Inflorescenz ab. Noch auffälliger ist die „vegetative Tendenz" durch das Gibberellin in Abb. 11. Der Blühimpuls war hier geringer gewesen (nur 3 Kurztage); daher hatte die Kontrollpflanze nur einen sehr stark verlaubten Blütenstand mit 3 Blüten gebildet, war aber gedrungen geblieben, während an der Gibberellin-Pflanze die Äste zu langen Laubtrieben ausgewachsen waren.

Besonders aufschlußreich war der *Zweiblatt-Versuch* (Hauptgruppe III). Erhielt das *untere* Blatt Kurztag (K) oder Kurztag mit gleichzeitiger Injektion von Gibberellin (K + G) und das *obere* Blatt Langtag (L) oder Langtag + Gibberellin (L + G), so blühte keine einzige Pflanze (Tabelle 4). Das ist eine Bestätigung unserer alten Erfahrung über die blühhemmende Wirkung eines Langtagblattes, das auf dem Wege zwischen dem Blatt mit dem Blühimpuls und dem die Inflorescenz bildenden Endvegetationspunkt des Sprosses steht (HARDER, WESTPHAL u. BEHRENS 1949). Wurde dem *oberen* Blatt hingegen Kurztag oder Kurztag + Gibberellin bei gleicher Behandlung des unteren Blattes (K oder K + G) gegeben, so blühten die Pflanzen sämtlich. Wurde das obere Blatt abgeschnitten und das untere in Kurztag gebracht, so blühten auch alle Pflanzen; erhielt das untere Blatt aber gleichzeitig mit dem Kurztag Gibberellin, so machte sich die hemmende Wirkung des Gibberellins bis zu gewissem Grade bemerkbar; wir kommen auf diesen Punkt gleich noch zurück. Die Pflanzen blühten auch, falls bei oberem Blatt im Kurztag (mit oder ohne Gibberellin) das untere Blatt Langtag (mit oder ohne Gibberellin) erhielt; auch wenn das untere Blatt weggeschnitten wurde, blühten sie, falls das obere Blatt im Kurztag oder im Kurztag + Gibberellin war. Jedoch machte sich in den meisten Fällen die Anwesenheit des Gibberellins durch eine gewisse Verminderung der Zahl der blühenden Pflanzen bemerkbar. Bei allen Kombinationen, in denen überhaupt kein Kurztagblatt vorhanden war, blieben die Pflanzen natürlich vegetativ.

Tabelle 4. *Zweiblatt-Versuch mit verschiedener Behandlung des oberen und unteren Blattes*

Je Gruppe 8 Versuchspflanzen. Anzahl der blühenden Exemplare. K Kurztag, L Langtag, K + G Kurztag + Gibberellin, L + G Langtag + Gibberellin. Gibberellingabe 3mal 0,05 ml.

		Oberes Blatt				
		K	K + G	L	L + G	entfernt
unteres Blatt	K	8	8	0	0	8
	K + G	8	8	0	0	3
	L	8	8	0	0	0
	L + G	7	6	0	0	0
	entfernt	8	5	0	0	0

Die Zahlenangaben sind natürlich mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Bei 8 Pflanzen in jeder Gruppe wird die Zahl durch abnormes Verhalten eines einzigen Exemplars schon um einen erheblichen Prozentsatz verschoben. Die Zahlen haben daher nur orientierenden Wert. Außerdem kommt durch die einfache Angabe, ob blühend oder vegetativ, in keiner Weise zum Ausdruck, ob das Blühen schwach oder stark war: die Pflanze konnte Hunderte von Blüten oder auch nur eine einzige haben.

Zur richtigen Bewertung muß man also auch noch die Zahl der Blüten je Pflanze mit berücksichtigen. Gerade letztere gab erst den richtigen Aufschluß[1] (Tab. 5).

Tabelle 5. *Blühverhältnisse im Zweiblatt-Versuch* (vgl. Tabelle 4).

Laufende Nr.	1	2	3	4
Oberes Blatt	K	K	K	—
Unteres Blatt	L	K	—	K
Blütenzahl	196	183	158	156
Zahl d. blühenden Pfl.	8	8	8	8

Laufende Nr.	5	6	7	8	9	10	11	12
Oberes Blatt	K+G	K+G	K	K+G	K+G	K	K+G	—
Unteres Blatt	K	K+G	L+G	L+G	L	K+G	—	K+G
Blütenzahl	5	2,4	1,1	1,1	0,8	0,5	0,4	0,1
Zahl d. blühenden Pfl.	8	8	7	6	8	8	5	3

Laufende Nr.	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Oberes Blatt	L	L+G	L	L+G	L	L+G	L	L	L+G	—	L	L+G	—
Unteres Blatt	K	K	K+G	K+G	L	L	L	L+G	L+G	L+G	—	—	—
Blütenzahl	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zahl d. blühenden Pfl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

In Tabelle 5, in der die Anordnung nach der Blütenzahl erfolgt ist, fallen zwei extrem verschiedene Gruppen sofort ins Auge: die eine mit Blütenzahlen zwischen 150 und 200 umfaßt die 4 Fälle, in denen das obere Blatt Kurztag erhielt oder — bei unterem Kurztagblatt — abgeschnitten war (Nr. 1—4). In der anderen Doppelgruppe ist die höchste Blütenzahl nur 5, es folgt ein Fall mit 2,4, bei 6 weiteren liegt sie zwischen 1,1 und 0,1 (Nr. 5—12) und bei den restlichen 13 (Nr. 13—25) ist sie 0.

Während bei der Kombination $\frac{-}{K}$ (Nr. 4 der Tabelle) im Mittel 156 Blüten gezählt wurden, waren es bei $\frac{K+G}{K}$ (Nr. 5) nur 5. Im letzteren Fall hatte sich der Blühimpuls durch das Vorhandensein von Gibberellin im oberen Kurztagblatt also nur sehr schwach durchzusetzen vermocht. Zwar kamen bei allen 8 Pflanzen Inflorescenzen zustande; aber sie waren sehr stark verlaubt und brachten nur sehr wenige Blüten

[1] In Tab. 5 und auch im nachstehenden Text sind die beiden Blätter als Buchstaben übereinander gesetzt; $\frac{K}{L}$ bedeutet oberes Blatt im Kurztag, unteres im Langtag; $\frac{K+G}{L}$ oberes im Kurztag mit Gibberellininjektion, unteres im Langtag; $\frac{-}{L+G}$ oberes Blatt abgeschnitten, unteres im Langtag mit Gibberellininjektion. usw.

hervor. Durch die Gibberellininjektion wurde dem oberen Kurztagblatt also die Fähigkeit genommen, einen wirklich kräftigen Blühimpuls auf den Vegetationspunkt zu übertragen, und dadurch hatte auch das untere Blatt seine Fähigkeit zur Inflorescenzerzeugung verloren; diese Hemmung war allerdings nicht ganz so stark, als wenn das obere Blatt Langtag bekam (Nr. 13). *Ein mit Gibberellin injiziertes Blatt wirkte also in Oberstellung ähnlich blühhemmend wie ein Langtagblatt.* Das war in allen Fällen deutlich, in denen oben ein K + G-Blatt stand.

Allerdings ist doch ein Unterschied vorhanden. Bei $\frac{K+G}{K}$ (Nr. 5) war doch noch eine gewisse, wenn auch sehr kleine Zahl von Blüten je Pflanze vorhanden (im Mittel 5); vor allem bildeten aber *alle* 8 Pflanzen noch Blütenstände, wenn diese auch sehr stark verlaubt und blütenarm waren. Bei $\frac{L}{K}$ (Nr. 13) hingegen wurden auch nicht an einer einzigen Pflanze Inflorescenzen angelegt, so daß die Zahl der Blüten nur null sein konnte. *Die Hemmung durch das Gibberellin war also in einem Kurztagblatt zwar sehr deutlich und stark, aber doch nicht ganz so stark und überhaupt etwas andersartig wie durch ein Blatt im Langtag.*

In allen Fällen, in denen das obere Blatt K + G war (Nr. 5, 6, 8, 9 und 11), wurden daher äußerst wenige oder gar keine Blüten gebildet. Die Zahl der Exemplare, die Inflorescenzen anlegten, war dagegen in allen Fällen *sehr* wesentlich höher als wenn oben ein L-Blatt (mit oder ohne Gibberellin) stand; in letzterem Falle war die Zahl der blühenden Exemplare wie die der Blüten je Pflanze stets null.

Diese ganze Serie bestätigt soweit also, daß ausschlaggebend für das Blühen der photoperiodische Charakter des oberen Blatts ist. Nur wenn dieses ein Kurztagblatt ist, werden Inflorescenzen angelegt. Dessen für das Blühen günstige Wirkung wurde aber weitgehend aufgehoben, wenn es eine Gibberellininjektion bekam, und zwar vor allem hinsichtlich der Zahl der Blüten je Inflorescenz, nur sehr wenig dagegen in bezug auf die Zahl der inflorescenzbildenden Exemplare.

Sehr eigenartig ist nun Folgendes: bei den Nummern 7 und 10 war das obere Blatt im Kurztag, das untere bekam Langtag (Nr. 7) oder Kurztag (Nr. 10) und zwar beidemal mit Gibberellin. In beiden Fällen war zwar die Anzahl der Pflanzen mit Inflorescenzanlagen groß (7 und 8), der Blüherfolg, gemessen an der Anzahl der Blüten, war hingegen fast null. Da das obere Blatt in beiden Fällen im Kurztag war, hätte man durchaus mit starker Blütenbildung rechnen müssen. Das Blühen war aber äußerst schwach, und das kann nur daher kommen, daß in beiden Fällen das *untere* Blatt Gibberellin bekommen hatte. Bei Nr. 7 stand unten ein L-Blatt, das aber an sich keine Wirkung gegen das obere K-Blatt haben konnte (vgl. die starke Blütenbildung bei Nr. 1); wenn hier trotzdem das Blühen fast völlig unterdrückt war, so kann das nur die Folge

der Gibberellingabe in dieses untere Blatt sein. Bei Nr. 10 ist das Verhalten noch auffälliger. Auch hier stand oben ein K-Blatt, unten ebenfalls. Die Wirkung beider hätte sich also, so sollte man meinen, ergänzen müssen (vgl. Nr. 2). Die äußerst geringe Blütenzahl konnte also nur auf das Gibberellin im unteren Blatt zurückzuführen sein. Die Zahl der „blühenden" Exemplare war aber wieder, wie auch sonst bei der Gibberellinwirkung, hoch.

Im Gegensatz einerseits zum Blühimpuls durch Kurztag und andererseits zur Hemmung des Blühens durch Langtag, die beide durch ein „gegensätzlich gestimmtes" darüberstehendes Blatt ausgeschaltet werden, *setzte sich also die Hemmwirkung durch Gibberellin gegenüber einer positiven Blühtendenz in einem höheren Blatt durch.* Selbst *sehr* starke Blühimpulse, wie sie von einem Kurztagblatt ausgehen, wurden dadurch fast völlig ausgeschaltet.

C. Diskussion

Bei *Kalanchoë bloßfeldiana* wirkte das Gibberellin also hemmend auf die Blütenbildung. Das liegt nicht etwa daran, daß unser Objekt überhaupt nicht positiv auf das Gibberellin zu reagieren vermag, sondern seine Stengel und Blätter sprachen durchaus positiv auf das Gibberellin an, wie es ja bei einer sehr großen Zahl anderer Pflanzen, darunter auch Kurztagpflanzen, auch der Fall ist. Über die wachstumsfördernde Wirkung des Gibberellins auf die vegetativen Organe liegen schon so zahlreiche Beobachtungen vor, daß es sich erübrigt, hier Einzelbeispiele aus der Literatur anzuführen (Literatur bei Stowe und Yamaki 1957 und Brian u. Grove 1957). Es war auch gar nicht das Ziel unserer Untersuchungen, auf dem Gebiet des vegetativen Wachstums grundsätzlich Neues zu finden, sondern wir wollten uns nur über den Umfang der Reaktionsfähigkeit unseres Objektes auf Gibberellin informieren. Übrigens hat man auch *Kalanchoë* selbst schon mit Gibberellin behandelt und dabei ermittelt, daß sich ihr Sproß dadurch bis zu 300% verlängert (Kohl u. Kofranek 1957).

Neu sind bei unseren Feststellungen über das Verhalten der vegetativen Organe die Beobachtungen über den Einfluß des Gibberellins auf die Succulenz der Blätter. Bekanntlich ist die Succulenz bei unserem Objekt sehr stark von der Tageslänge abhängig (Harder u. v. Witsch 1940); im Kurztag ist sie sehr groß, im Langtag gering. Durch das Gibberellin wurde sie eindeutig herabgesetzt. Die Wirkung des Gibberellins auf die Succulenz war also ähnlich wie die des Langtags und entgegengesetzt der des Kurztags. Entsprechend wirkte das Gibberellin auch auf die Blattgröße; Langtagblätter von *Kalanchoë* sind groß, Kurztagblätter klein (Harder u. v. Witsch 1940). Unter der Gibberellinwirkung wurden die Blätter größer, sie reagierten also gleichsinnig

wie auf eine Verlängerung des Tages und kamen im Langtag sogar noch über die natürliche Größe hinaus. Schließlich streckten sich auch die Internodien durch Gibberellin ähnlich wie im Langtag.

Der Habitus der *vegetativen Organe* von *Kalanchoë näherte sich also unter der Gibberellinwirkung dem Langtaghabitus* und bei Langtagexemplaren wurde der Langtaghabitus „verstärkt". *Auch das Blühen* wurde gleichsinnig beeinflußt, *als wenn Langtag auf die Pflanzen wirkte*, d. h. gehemmt. Dieser *blühhemmende Einfluß* des Gibberellins war bei den angewandten Konzentrationen *fast so stark wie die blühfördernde Wirkung eines Kurztagimpulses* („Blühhormon"). Das hat der *Zweiblattversuch* gezeigt. Wenn in einem normalen Zweiblatt-Säckchenversuch (HARDER, WESTPHAL u. BEHRENS 1949), also ohne Gibberellingabe, das untere Blatt im Kurztag, das obere im Langtag steht, so wird der vom Kurztagblatt ausgehende Blühimpuls durch das Langtagblatt bekanntlich aufgehoben. Ist die Stellung umgekehrt, so kommt die Hemmung überhaupt nicht zur Wirkung. Wurde nun dem unteren Blatt — sei es im Lang- oder Kurztag — aber Gibberellin gegeben, so wurde der Blühimpuls, der vom oberen Blatt ausging, weitgehend, wenn auch nicht völlig, unterdrückt. Dabei hatte das Kurztagblatt die gleiche Größe wie das Gibberellinblatt und stand zudem näher am reagierenden Vegetationspunkt. Die blühhemmende Wirkung des Gibberellins im unteren Blatt war also zwar nicht ganz so stark wie der fördernde Einfluß des Blühimpulses im Kurztagblatt, *die „Durchschlagskraft" der Gibberellinhemmung* war aber *sehr* viel *größer als die der Langtagblatthemmung.*

Auch bei anderen Kurztagpflanzen ruft Gibberellin im Langtag keine Blütenbildung hervor. Das haben LANG (1956b, 1957) für *Xanthium pennsilvanicum* und Biloxi-Sojabohnen und LONA (1956) für *Xanthium italicum*, *Perilla oxymoides* und *Tinantia fugax* ermittelt. Auch wir selbst haben noch Versuche mit einer anderen Kurztagpflanze, nämlich *Tagetes minuta*, gemacht. Auch bei ihr vermochte Gibberellin keine Blütenbildung im Langtag hervorzurufen und photoperiodisch induziertes Blühen wurde durch Gibberellin gehemmt, wenn auch nicht so stark wie bei *Kalanchoë*[1].

Bei schematischer Darstellung der Verhältnisse ergibt sich ein Bild wie bei den KTP in Tabelle 6. Die beste Blütenbildung fand im Kurztag statt (+++). Gibberellin setzte sie im Kurztag herab (++). Im Langtag unterblieb die Blütenbildung ganz; die Pflanzen blieben also vegetativ, wobei die Stengel durch das Gibberellin überverlängert, die Blatt-

[1] Aus der verschiedenen Reaktionsweise u. a. der Lang- und Kurztagpflanzen auf das Gibberellin ergibt sich natürlich, daß das Gibberellin nicht das „*Blühhormon*" sein kann. Auf nähere Ausführungen darüber, wie man sich die Rolle des Gibberellins bei den Reproduktionsvorgängen vorstellen könnte, glauben wir verzichten zu dürfen; Gedanken darüber sind kürzlich von verschiedener Seite geäußert worden (LANG 1957; LONA 1956; CARR, MCCOMB u. OSBORN 1957; KNAPP 1956).

Tabelle 6. *Wirkung des Gibberellins im Kurz- und Langtag auf das Blühen von Kurztagpflanzen (KTP), Langtagpflanzen (LTP) und Lang-Kurztagpflanzen (LKTP).* Die Zahl der Kreuze gibt den Grad des Blühens an, Strich bedeutet keine Blüten.

		Tageslänge			
		Kurztag		Langtag	
		ohne Gibberellin	mit Gibberellin	ohne Gibberellin	mit Gibberellin
KTP	*Kalanchoë bloßfeldiana*, *Tagetes minuta*	+++	++	—	— —
LTP	*Adonis flammeus*, *Anethum graveolens*, *Foeniculum vulgare*	+	++	+++	
	Arabis halleri, *Mycelis (Lactuca) muralis*	—	++	+++	
	Rudbeckia bicolor, *Rudbeckia hirta*, *Lapsana communis*	—	++	+++	++++
LKTP	*Bryophyllum crenatum*, *Bryophyllum daigremontianum*, *Bryophyllum verticillatum*	—	++	—	— —

spreiten ganz besonders groß und die Succulenz bei *Kalanchoë* herabgesetzt wurde gegenüber dem Normalwert im Langtag. Die vegetativen Merkmale waren also gegenüber dem Langtag noch gesteigert. Deshalb haben wir in der Tabelle unter „Langtag mit Gibberellin" zwei Minusstriche eingesetzt. *Die Blühtendenz nimmt also bei den KTP von rechts nach links zu, wie es durch den oberen Pfeil angedeutet ist.*

Bei den Langtagpflanzen (LTP in Tabelle 6) *läuft der die Stärke der Blühtendenz anzeigende Pfeil entgegengesetzt.* Wir haben in die Tabelle diejenigen Langtagpflanzen aufgenommen, mit denen wir selbst gearbeitet haben. Bei ihnen wirkte das Gibberellin sowohl im Lang- wie im Kurztag blühfördernd. Zwar haben wir bei den ersten fünf Arten keine Versuche mit Gibberellin im Langtag gemacht, man darf jedoch aus der Reaktion der Rudbeckien und von *Lapsana* (sowie aus den zahlreichen Angaben in der Literatur über die Blühsteigerung bei Langtagpflanzen durch Gibberellin) schließen, daß auch bei unseren fünf ersten Objekten allerhöchstwahrscheinlich eine Förderung des Blühens durch das Gibberellin gegenüber den Langtagkontrollen eingetreten wäre. Das Gibberellin förderte bei den LTP also das Blühen sowohl im Kurz- wie im Langtag. Im Kurztag machte es mit Ausnahme von *Adonis*, *Anethum* und *Foeniculum*, bei denen Blütenbildung auch im Kurztag schließlich ohne Gibberellin eintrat, das Blühen im Kurztag überhaupt erst möglich; im Langtag steigerte es, soweit untersucht, die Blühintensität noch über die normale hinaus.

Eine *Sonderstellung* nehmen die *Lang-Kurztagarten* (LKTP) von *Bryophyllum* ein. Sie blühen weder im kontinuierlichen Kurztag noch im ständigen Langtag, sondern bilden ihre Inflorescenzen nur dann, wenn sie aus Langtag in Kurztag gebracht werden. Wuchsen sie dauernd in einer der Tageslängen, so vermochte Gibberellin die Blütenbildung nur im Kurztag hervorzurufen; die durch den Pfeil ausgedrückte Blühtendenz verläuft bei ihnen also im Kurztag wie bei den LTP. Gewisse Merkmale — so die Verlängerung der Internodien — wiesen aber darauf hin, daß das Gibberellin im Langtag dagegen die *vegetative* Tendenz erhöhte, weshalb wir *mit allen Vorbehalten* den Pfeil im Langtag in entgegengesetzter Richtung eingezeichnet haben, wonach die Blühtendenz im Langtag also wie bei den Kurztagpflanzen verliefe. Doch vermag das einfache Schema unserer Tabelle der komplexen Reaktionsweise der *Bryophyllum*-Arten nicht mehr ganz gerecht zu werden.

Ob es auch Fälle gibt, in denen die Pfeile auseinanderstreben, vermögen wir noch nicht zu übersehen. Mit den in der Tabelle angeführten Beispielen sind ja die Reaktionsmöglichkeiten durchaus noch nicht erschöpft; es sei nur an das Verhalten der kältebedürftigen Pflanzen wie *Hyoscyamus niger* und Winterroggen, an die nicht kältebedürftigen und durch Gibberellin nicht zum Blühen veranlaßbaren Langtagpflanzen wie Pettkuser Sommerroggen und andere, von LANG (1957) angeführte Beispiele erinnert.

Durch die Pfeile in der Tabelle kommt man also wieder zu der bereits oben geäußerten Ansicht, daß das Gibberellin im großen ganzen auf die Pflanzen wie eine Verlängerung der Tagesdauer wirkt. Jedoch ist die Wirkung einer Gibberellingabe nicht genau gleich derjenigen eines Langtagblattes bzw. der von diesem ausgehenden Hemmwirkungen. Das hat sich schon bei der vorstehenden Besprechung der verschiedenartigen Durchschlagskraft der von einem Langtagblatt und von einem Gibberellinblatt ausgehenden Hemmwirkungen im Zweiblatt-Versuch gezeigt. Das war weiter auch aus der Beeinflussung der Blattgestalt erkennbar, je nachdem ob sie durch photoperiodische Impulse oder durch Gibberellin ausgelöst wurde. Bei *Kalanchoë* (HARDER u. GÜMMER 1944), *Sedum* (MEYER 1947), *Sempervivum* und *Chrysanthemum* (BEHRENS 1949), steigt der von einem photoperiodisch beeinflußten einzelnen Blatt ausgehende formbildende Effekt (Metaplasin) mindestens anfänglich einseitig empor, so daß die Blätter, die kurz oberhalb des Knotens mit dem photoperiodisch behandelten Blatt stehen, in den verschiedenen Orthostichen verschiedengestaltig, eventuell „krumm" sind. Krumme Blätter haben wir nach Gibberellinbehandlung eines Blattes bei *Kalanchoë* nie beobachten können, und auch die Gestaltsunterschiede in den einander gegenüberstehenden Orthostichen waren schwach oder gar nicht ausgebildet.

Die durch Gibberellin und durch photoperiodische Prozesse ausgelösten Vorgänge decken sich also durchaus nicht in allen Punkten. Trotzdem kann kein Zweifel bestehen, daß Gibberelline auch unter natürlichen Verhältnissen in den Blütenpflanzen wirken bzw. vorkommen. Dafür sprechen unter anderem die Angaben in der Literatur, nach denen z. B. an Zwergpflanzen mittels Pflanzenextrakten typische Gibberellinwachstumseffekte erzielt worden sind (Literatur bei Stowe und Yamaki 1957; Brian u. Grove 1957). Weiter ergibt sich dieser Schluß aus unseren Versuchen an den Rudbeckien und *Lapsana*, bei denen eine Summierung unterschwelliger Blühimpulse mit der Gibberellinwirkung stattfand. Bei *Rudbeckia bicolor* wurde die Blütenbildung im Kurztag erst nach vorherigem Aufenthalt während 10 oder mehr Langtagen ausgelöst, 5 Langtage waren also unterschwellig; die Pflanzen blühten aber, wenn ihnen während der 5 Langtage täglich 1 Tropfen Gibberellinlösung (10 mg/l) verabfolgt wurde. Bei *Rudbeckia hirta* war die Schwelle 14 Tage und bei ihr konnten bereits 8 Tage zum Blühen führen, wenn den Pflanzen zusammen mit dem Langtag Gibberellin gegeben wurde. Auch bei *Lapsana* fand eine solche Summierung statt; die Pflanzen brauchten zur Blütenbildung mindestens 14 Langtage, bei gleichzeitiger Gibberellinbehandlung genügten aber schon 6, um das Blühen herbeizuführen. In der Literatur gibt es ebenfalls Beispiele, daß ein schwacher oder gar unterschwelliger Blühimpuls durch Gibberellin verstärkt werden kann. Kürzlich ist es dann ja auch MacMillan u. Suter (1958) gelungen, Gibberellin A_1 aus Bohnensamen direkt zu isolieren. Vor allem sind hier auch noch die Versuche anzuführen, in denen es geglückt ist, die künstliche Blütenbildung mittels Pflanzenextrakten zu erreichen. Nach schriftlicher Mitteilung von Lang (1957) ist es ihm gelungen, die Langtagpflanzen *Hyoscyamus niger* (kältebedürftig) und *Samolus* mittels des flüssigen Endosperms der Cucurbitacee *Echinocystis macrocarpa* zum Blühen zu veranlassen, und wir (Bünsow, Penner u. Harder 1958) haben im vergangenen Herbst *Bryophyllum* durch Extrakt aus grünen Bohnen zur Blütenbildung gebracht.

Zusammenfassung

1. Gibberellin verschiedener Konzentration und Menge wurde vegetativen und photoperiodisch mit einem Blühimpuls versehenen *Kalanchoë*-Pflanzen in die Blätter injiziert oder auf die Endknospe getröpfelt.

2. Das Gibberellin bewirkte u. a. starke Streckung der Hauptachsen und Förderung des Austreibens der Seitenachsen, Vergrößerung der Blattflächen, wobei die Länge stärker gefördert wurde als die Breite, und Verminderung der Succulenz der Blätter; auch die Blütenblätter wurden länger und schmäler. Laubblätter wie Blütenblätter wurden stark hyponastisch.

3. Aufenthalt im Lang- oder Kurztag hatte keinen grundsätzlichen Unterschied in der Wirkung des Gibberellins auf die habituellen Merkmale zu Folge.

4. Im Langtag ließ sich *Kalanchoë* durch Gibberellin nicht zum Blühen bringen.

5. An Pflanzen im Langtag, die durch Kurztagexposition einen Blühimpuls erhalten hatten, wurde die Blütenbildung durch Gibberellin gehemmt: sowohl die Zahl der blühenden Exemplare wie vor allem der je Pflanze gebildeten Blüten wurde vermindert, die Verlaubungsintensität der Brakteen war gesteigert und die Längenentwicklung der Inflorescenzen gefördert. Die Inflorescenzen zeigten starke Neigung, nachträglich vegetativ auszuwachsen.

6. Im großen ganzen hatte das Gibberellin auf den Habitus von *Kalanchoë* ähnliche Wirkung wie Langtag. Bei Kurztagexemplaren näherte sich der Habitus dem von Langtagindividuen und bei Langtagexemplaren wurden die Langtagmerkmale noch gesteigert.

7. Beläßt man an einer Pflanze 2 übereinanderstehende Blätter und bringt diese in entgegengesetzte Tageslänge, so wirkt die vom Langtagblatt ausgehende Blühhemmung bekanntlich nur dann, wenn das Langtagblatt das obere ist; die vom Gibberellin ausgehende Blühhemmung setzt sich hingegen auch vom unteren Blatt aus durch. Die „Durchschlagskraft" des Gibberellins ist also sehr viel stärker als die einfache Langtaghemmung.

8. In der Diskussion wird auch auf weitere von uns ausgeführte Versuche mit einigen anderen Kurztag-, Langtag- und Lang-Kurztagpflanzen eingegangen.

Literatur

Behrens, G.: Blüten- und Gestaltsbildung bei Chrysanthemum und Sempervivum unter photoperiodischen Einflüssen. Biol. Zbl. **68**, 1—31 (1948). — Brian, P. W., u. J. F. Grove: Gibberellinsäure. Endeavour (deutsche Ausgabe) **16**, 161—171 (1957). — Bünsow, R., u. R. Harder: Blütenbildung von Bryophyllum durch Gibberellin. Naturwissenschaften **43**, 479—480 (1956a). — Blütenbildung von Lapsana durch Gibberellin. Naturwissenschaften **43**, 527 (1956b). — Blütenbildung von Adonis und Rudbeckia durch Gibberellin. Naturwissenschaften **44**, 453—454 (1957). — Bünsow, R., J. Penner u. R. Harder: Blütenbildung bei Bryophyllum durch einen Extrakt aus Bohnensamen. Naturwissenschaften **45**, 46—47 (1958). — Bukovac, M. J., and S. H. Wittwer: Gibberellin and higher plants: II. Induction of flowering in biennials. Quart. Bull. Michigan agric. Exp. Stat. **39**, 650—660 (1957). — Carr, D. C., A. J. McComb and L. D. Osborn: Replacement of the requirement for vernalisation in Centaurium minus by gibberellic acid. Naturwissenschaften **44**, 428—429 (1957). — Harder, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltsbildung bei den Pflanzen. Naturwissenschaften **33**, 41—49 (1946). — Vegetative and reproductive development of Kalanchoë bloßfeldiana as influenced by photoperiodism. Symp. Soc. exp. Biol. **2**, 117—137 (1948). — Harder, R., u. O. Bode: Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen usw. bei Kalanchoë bloßfeldiana. Planta (Berl.)

33, 469—504 (1943). — Harder, R., u. R. Bünsow: Einfluß des Gibberellins auf die Blütenbildung bei Kalanchoë bloßfeldiana. Naturwissenschaften **43**, 544 (1956). — Zusammenwirken von Gibberellin mit photoperiodisch bedingten blühfördernden und blühhemmenden Vorgängen bei Kalanchoë bloßfeldiana. Naturwissenschaften **44**, 454 (1957). — Harder, R., u. G. Gümmer: Weiteres über örtlich beschränkte Wirkung und Leitung des formbeeinflussenden Metaplasins. Jb. wiss. Bot. **91**, 359—394 (1944). — Harder, R., M. Westphal u. G. Behrens: Hemmwirkung der Inflorescenzbildung durch Langtag bei der Kurztagpflanze Kalanchoë bloßfeldiana. Planta (Berl.) **36**, 424—438 (1949). — Harder, R., u. H. v. Witsch: Über den Einfluß der Tageslänge auf den Habitus, besonders die Blattsucculenz von Kalanchoë bloßfeldiana. Jb. wiss. Bot. **89**, 354—411 (1940). — Knapp, R.: Über die Wirkung von Gibberellin auf Wachstum und Blütenbildung bei verschiedenen Temperatur- und Lichtverhältnissen. Z. Naturforsch. **11b**, 698—704 (1956). — Kohl, H. C., and A. M. Kofranek: Gibberellin on flower crops. Calif. Agric. **11** (1957). — Lang, A.: Stem elongation in a rosette plant, induced by gibberellic acid. Naturwissenschaften **43**, 257—258 (1956a). — Induction of flower formation in biennial Hyoscyamus by treatment with gibberellin. Natur wissenschaften **43**, 284—285 (1956b). — Bolting and flowering in biennial Hyoscyamus niger, induced by gibberellin. Plant Physiol. **31**, Suppl. XXXV (1956c). — Gibberellin and flower formation. Naturwissenschaften **43**, 544 (1956d). — The effect of gibberellin on flower formation. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **43**, 709—717 (1957). — Lona, F.: Osservazioni orientative circa l'effetto dell'acido Gibberellico sullo sviluppo riproduttivo di alcune longidiurne e brevidiurne. L'Ateneo parmense **27**, 867—875 (1956a). — L'azione dell'acido Gibberellico sull'acrescimento caulinare di talune piante erbacee in condizioni esterne controllate. G. Bot. Ital. **63**, 61—76 (1956b). — MacMillan, J., and P. J. Suter: The occurrence of gibberellin A_1 in higher plants: isolation from the seed of runner bean (Phaseolus multiflorus). Naturwissenschaften **45**, 46 (1958). — Meyer, G.: Über die photoperiodische Beeinflußbarkeit des Habitus von Sedum kamtschaticum. Biol. Zbl. **66**, 1—20 (1947). — Stowe, B., and T. Yamaki: The history and physiological action of the gibberellins. Ann. Rev. Plant Physiol. **8**, 181—216 (1957). — Wittwer, S. H., and B. J. Bukovac: Gibberellin and higher plants: III. Induction of flowering in long-day annuals grown under short days. Quart. Bull. Michigan Agric. Exp. Stat. **39**, 661—672 (1957a). — Wittwer, S. H., and M. J. Bukovac: Gibberellin effects on temperature and photoperiodic requirements for flowering of some plants. Science **126**, 30—31 (1957b). — Wittwer, S. H., M. J. Bukovac, H. M. Sell and L. E. Weller: Some effects of gibberellin on flowering and fruit setting. Plant Physiol. **32**, 39—41 (1957).

Prof. Dr. R. Harder, Dr. R. Bünsow,
Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Göttingen,
Untere Karspüle 2

Planta, Bd. 51, S. 223—248 (1958)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen

ÜBER KREUZUNGEN MIT VERSCHIEDENEN FORMEN DER OENOTHERA ODORATA BEI FRÜH- UND SPÄTBESTÄUBUNG I

Von

J. SCHWEMMLE *

Mit 23 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. Dezember 1957)

Kürzlich war über Kreuzungen mit der *Oenothera Berteriana* (B · *l*) ♀♀ berichtet worden (SCHWEMMLE 1957a und b), bei denen 10 Stunden nach der Kastration (früh) und nach 48 Stunden (spät) bestäubt worden war. Der Samenansatz war vergleichsweise recht unterschiedlich. Zumeist war er bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung besser als bei denjenigen mit Spätbestäubung. Aber es war manchmal auch umgekehrt. So setzten z. B. die Kreuzungen B · *l* × I · I spät besser an als B · *l* × I · I früh. Die eingekreuzte I · I ist eine mit *Berteriana*-Plastiden lebensfähige Homozygote mit dem I-Komplex der *Oenothera odorata* (v · I).

Die Auswertung der Versuchsprotokolle führte zu folgender Erklärung: Die *Oenothera Berteriana* (B · *l*) ist eine isogame Komplexheterozygote. Die Hälfte ihrer fertilen Samenanlagen enthält Eizellen mit dem B-Komplex, die andere solche mit dem *l*-Komplex, kurz B- und *l*-Samenanlagen genannt. Beide Samenanlagen ziehen die Pollenschläuche erst verhältnismäßig schlecht, dann aber, allmählich reifend, immer besser an bis zu einem aus der Häufigkeit der aufgetretenen Bastarde sich ergebenden Optimum. Hernach verlieren sie, älter werdend, die Fähigkeit der chemotropischen Anziehung wieder, um zuletzt überhaupt nicht mehr befruchtet zu werden. Bemerkenswerterweise reifen und altern die B- und *l*-Samenanlagen verschieden schnell und stark, so daß die Anteile der Bastarde mit dem B- bzw. *l*-Komplex recht verschieden sein können. Damit wird auch verständlich, daß dieselben Kreuzungen aus verschiedenen Jahren verschieden ausfallen können. Unabhängig davon ist die Reaktionsweise der Pollenschläuche durch deren genetische Konstitution bestimmt und recht unterschiedlich.

Es war nun die Frage, ob bei Kreuzungen mit anderen ♀♀ das gleiche gefunden werden kann. So wurden entsprechende Kreuzungen mit der *Oenothera odorata*, einer Komplexheterozygote mit v- und I-Samenanlagen, gemacht. Um zu prüfen, ob das Plasma und die Plastiden einen Einfluß haben, wurde auch noch gekreuzt mit der

* Herrn Professor Dr. Dr. h.c. O. RENNER zum 75. Geburtstag gewidmet.

Tabelle 1. *(Erklärung im Text)*

♂ \ ♀	v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. bestäubt früh am	nach Std	Zahl der Ka	bestäubt spät am	nach Std	Zahl der Ka	v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. bestäubt früh am	nach Std	Zahl der Ka	bestäubt spät am	nach Std	Zahl der Ka	v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. bestäubt früh am	nach Std	Zahl der Ka	bestäubt spät am	nach Std	Zahl der Ka
Typ A od. Pl.	16. 7. 17h	8	16	16. 7. 16h	30	19	27. 7. 17h	7	10	30. 7. 12h	50	10	28. 7. 10h	17	10	27. 7. 16h	54	10
	14. 8. 18h	8	4	14. 8. 16h	54	4	1. 8. 10h	18	9	1. 8. 19h	51	10	31. 7. 17h	8	10	31. 7. 15h	47	10
							14. 8. 16h	8	2	14. 8. 16h	54	2						
I · I	16. 7. 17h	8	19	16. 7. 16h	30	16	27. 7. 17h	7	9	30. 7. 12h	50	8	28. 7. 10h	17	9	27. 7. 10h	48	10
	14. 8. 18h	8	3	14. 8. 16h	54	3	1. 8. 10h	18	10	1. 8. 19h	51	11	4. 8. 10h	17	10	4. 8. 11h	73	9
							14. 8. 16h	8	2	14. 8. 16h	54	2	14. 8. 16h	8	2	14. 8. 16h	48	2

Oe. odorata mit *Berteriana*-Plasma und *odorata*-Plastiden, weiterhin mit der *Oe. odorata* mit *Berteriana*-Plasma und *Berteriana*-Plastiden. Diese wurden folgendermaßen erhalten. Kreuzt man die *Oe. Berteriana* (B · *l*) mit der *Oe. odorata* (v · I), so treten neben B · I und *l* · I noch *l* · v auf. Diese sind z. T. gescheckt. Erst sind sie Sektorialchimären, hernach dichlamydeische albotunicate Periklinalchimären. Die hellgelblichen Teile haben die durch die v-Schläuche übertragenen *odorata*-Plastiden, die bei der *l* · v nicht zu ergrünen vermögen. Kreuzt man die rein grünen *l* · v mit der v · I, so erhält man eine *Oe. odorata* (v · I) mit *Berteriana*-Plasma und *Berteriana*-Plastiden, aus den Kreuzungen mit einer albotunicaten *l* · v aber *Oe. odorata* (v · I) mit *Berteriana*-Plasma und *odorata*-Plastiden. Daß die beiden so erhaltenen und 1953 aufgezogenen v · I verschiedene Plastiden haben, wurde durch geeignete Kreuzungen geprüft.

Die Kreuzungen mit diesen verschiedenen *Oe. odorata* wurden 1953 hergestellt. Eingekreuzt wurde unter anderem der Typ A mit *odorata*-Plasma und -Plastiden. Dies ist eine von der ursprünglichen *Oe. odorata* (v · I) abgeleitete trisome Mutante, bei der durch den Pollen nur der v-Komplex vererbt wird. Der andere Kreuzungspartner war die Homozygote I · I nur mit I-Pollen.

Insgesamt waren es 251 Kreuzungen. 240 Kapseln wurden ausgezählt, d. h. der prozentuale Anteil der großen Samen (gr. Sa), geschrumpften Samen (geschr. Sa), des groben Pulvers (gr. Pu) — diese beiden aus befruchteten Samenanlagen entstanden — sowie des feinen Pulvers, zu dem die unbefruchteten und sterilen Samenanlagen werden, ermittelt. 1954 wurden 111 Kreuzungen mit insgesamt 18273 Keimlingen aufgezogen. Es wurden jeweils alle Keimlinge bis zum Abschluß der Keimung pikiert. Außer dem auf die Zahl der ausgelegten Samen bezogenen Keimprozent

sind sonst alle Angaben auf den gesamten Kapselinhalt = 100% bezogen. Die in den Kreuzungen aufgetretenen Formen konnten schon in den Töpfen einwandfrei identifiziert werden. Die Keimlinge brauchten also nicht ausgepflanzt zu werden. Das erleichterte die Arbeit.

Ohne die Hilfe meiner Mitarbeiterinnen (Frl. LAUX, Dr. KISTNER und Dr. SCHNEIDER) hätten die Untersuchungen in diesem großen, aber notwendigen Umfange nicht durchgeführt werden können. Ihnen sei herzlich gedankt, ebenso der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die auch diese Arbeit ermöglichte.

Hier werden, wie gesagt, nur die Kreuzungen mit Typ A (v) und I · I ♂♂ besprochen. Über Vergleichskreuzungen mit anderen ♂♂ wird später berichtet.

Bei anderen Untersuchungen hatte sich gezeigt, daß Vergleichskreuzungen gleichzeitig gemacht werden müssen, weil an verschiedenen Tagen hergestellte Kreuzungen wegen der verschiedenen Außenbedingungen u. U. verschieden ausfallen. Es war aber ganz unmöglich, so zu verfahren. Doch wurden die Kreuzungen der gleichen ♀♀ mit Früh- und Spätbestäubung möglichst gleichzeitig gemacht. Das zeigt die Tabelle 1. Auch bei den Kreuzungen mit verschiedenen ♀♀ wurde das angestrebt; aber es gelang verständlicherweise nicht immer. Die Versuchsergebnisse sind dadurch kaum beeinträchtigt. Der Pollen wurde jeweils aus Antheren von demnächst aufblühenden Knospen entnommen. Er kann an etwaigen Unterschieden im Samenansatz nicht schuld sein.

I. Die Kreuzungen mit Typ A (v) ♂♂

a) *Oe. odorata* (v · I) *odorata*-Plasma *odorata*-Plastiden ♀♀. Die Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung wurden am 16. 7. und 14. 8. hergestellt, 8 Stunden bzw. 30 und 54 Stunden nach der Kastration (s. Tabelle 1). Wenn in den Kurven für den Samenansatz die Kapseln von den verschiedenen Tagen bezeichnet werden, so kann man sehen, daß die Schwankungen im Samenansatz an den beiden Kreuzungstagen die gleichen sind. Es ist also nicht so, daß die Kreuzungen am 16. 7. anders angesetzt hätten als die vom 14. 8. So wurde übrigens bei allen Vergleichskreuzungen verfahren und damit auf diese Fehlermöglichkeit sehr geachtet.

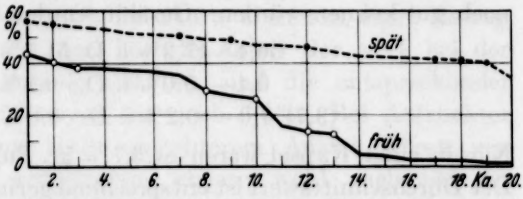


Abb. 1. Der Samenansatz bei den Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × Typ A (v). ——— früh; — — — spät

Bei den Kreuzungen v · I *od.* Pl. × Typ A (v) früh ist der Samenansatz sehr verschieden. Er schwankt zwischen 43,5% und nur 1,2% (Abb. 1). Für die Kapseln 1—10 haben wir die Werte:

43,5—26,3%, i. D. 35,3% gr. Sa
1,0— 0,0%, i. D. 0,3% geschr. Sa
1,0— 0,0%, i. D. 0,3% gr. Pu

Besonders sei darauf hingewiesen, daß geschr. Sa und gr. Pu sehr selten sind. In manchen Kapseln fehlen sie ganz. Die Samen von 7 Kapseln, die in der unteren Kurve der Abb. 1 markiert sind, wurden ausgelegt. Sie keimten zu 98,5—89,1%, also recht gut, wenn auch unterschiedlich. Die Ausfälle betrugen 3,2—1,1%. Sie können trotz aller Sorgfalt nicht vermieden werden. Es müssen auftreten: v · v und I · v (= v · I).

In der Abb. 2 sind links für die angegebenen Kapseln die Prozentsätze an großen Samen eingetragen, außerdem noch, wieviel v · I und v · v in den zugehörigen Aufzuchten gezählt wurden. Die v · v sind durchweg weniger häufig als die v · I. Die Abnahme bei letzteren in der Aufzucht aus Samen der Kapsel 1 ist wohl durch den Ausfall (3,2%) und die geringere Keimung (89,1%) bedingt. Sonst nehmen beide Formen entsprechend dem höheren Prozentsatz an großen Samen gleichmäßig zu. In den oberen Kurven der Abb. 2 sind die Prozentsätze nach fallenden Werten eingetragen.

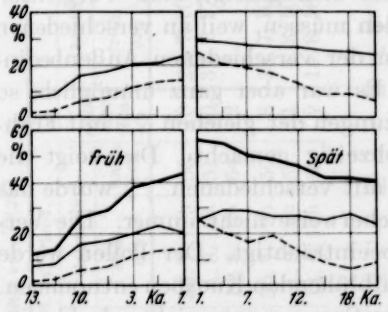


Abb. 2. v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × Typ A (v.) ——— % große Samen; ——— % I · v; — — — % v · v.

Bei den Kreuzungen v · I × Typ A (v) spät ist der Samenansatz viel besser, obwohl erst 30 bzw. 54 Stunden nach der Kastration bestäubt wurde. Die Petalen begannen sich schon bräunlich zu verfärben. Auch die Narbenschenkel ließen nicht vermuten, daß die Pollenkörner noch gut keimen würden. Gezählt wurden in den Kapseln 1—10:

56,4—47,3% i. D. 51,7% gr. Sa
0,4— 0,0% i. D. 0,1% geschr. Sa
(3,7) 1,0— 0,2% i. D. 0,6% gr. Pu

Nur in einer Kapsel waren es 3,7% gr. Pu, sonst immer viel weniger. Der Durchschnittswert ist entsprechend gering, ebenso bei den geschr. Sa, die in einigen Kapseln ganz fehlen. In den Kapseln 11—20 sind es immer noch 47,0—34,4% gr. Sa. Es ist bemerkenswert, daß diese Kreuzungen durchweg besser ansetzten als diejenigen von Frl. Gress, die 16—18 Stunden nach der Kastration bestäubte. (Über deren Untersuchungen wird später berichtet.)

Die Samen von 8 Kapseln mit verschieden hohem Samenansatz (s. Abb. 1) keimten zu 97,0—86,9%. Die Ausfälle betrugen 3,5—1,2%. Gezählt wurden 29,3—24,0% v · I und 25,2—6,6% v · v. Die Werte in den einzelnen Aufzuchten sind in den unteren Kurven der Abb. 1 rechts eingetragen. Wenn die v · I in der Aufzucht aus Samen der Kapsel 1 vergleichsweise weniger häufig sind, so ist das sicher wieder

durch den hier besonders großen Ausfall (3,5%) bedingt. So kommt es, daß in dieser Kapsel die v · v so häufig sind wie die v · I, was sonst nie der Fall ist. Es werden sonst immer die I-Samenanlagen durch die v-Schläuche häufiger befruchtet als die v-Samenanlagen, anders ausgedrückt, die Affinität I—v ist größer als v—v. Aber wenn die Samenanlagen die Pollenschläuche optimal anziehen, ist der Unterschied nicht mehr so groß. Je schlechter der Samenansatz ist, desto größer wird dieser. Wie die Kurven der Abb. 2 zeigen, nehmen die v · I viel weniger stark als die v · v ab.

Die Befunde können folgendermaßen interpretiert werden: Die v- und I-Samenanlagen, die zunächst die Pollenschläuche nur schwach chemotropisch anzuziehen vermögen, reifen allmählich und werden dementsprechend immer häufiger von den v-Schläuchen befruchtet. Dabei bleiben die von Anfang an vorhandenen Affinitäts-Unterschiede erhalten. Wenn die I-Samenanlagen das Optimum des chemotropischen Anziehungsvermögens erreicht haben, ist das bei den v-Samenanlagen noch nicht der Fall. Dadurch werden die Affinitätsunterschiede geringer. Nunmehr nimmt die Fähigkeit, die v-Schläuche chemotropisch anzuziehen, wieder ab. Die Samenanlagen altern, aber offensichtlich verschieden rasch. Während die v · I von dem gefundenen Höchstwert 29,3% auf 24,0% absinken, einen Betrag, der immer noch so ist wie der höchste Anteil der v · I bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung (23,5%), sind die entsprechenden Grenzwerte bei den v · v 25,3 und nur noch 6,6%. Bei Aufzuchten aus Samen der Kapseln mit noch schlechterem Ansatz wären vermutlich nur noch v · I aufgetreten, ebenso wohl auch bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung.

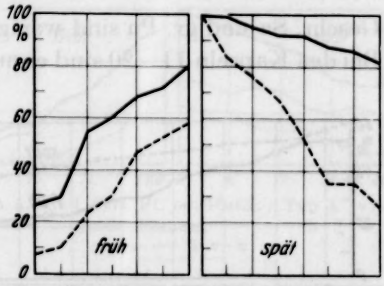


Abb. 3. Das Reifen und Altern der ——— I-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.; – – – v-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.

Um die Affinitätsunterschiede auszuschalten, wurden die nach fallenden Werten angeordneten Prozentsätze der v · I bzw. v · v auf den jeweiligen Höchstwert = 100% bezogen. So wurden die Werte der Kurven in Abb. 3 erhalten. Diese zeigen die zunehmende Reife und das unterschiedliche Altern der v- und I-Samenanlagen deutlicher als die der Abb. 2. Jetzt kann man auch erkennen, daß die v-Samenanlagen mit der Reife, d. h. der Fähigkeit Pollenschläuche chemotropisch anzuziehen, später beginnen als die I-Samenanlagen und dieser Unterschied auch hernach lange erhalten bleibt. Auch altern die v-Samenanlagen schneller und stärker als die I-Samenanlagen.

b) ***Oe. odorata*** **(v · I)** ***Berteriana*****-Plasma** ***odorata*****-Plastiden** ♀♀. Die Kreuzungen mit Frühbestäubung wurden am 27. 7. und 14. 8. 7 bzw. 8 Stunden nach der Kastration gemacht (Tabelle 1). Bei den 9 Kreuzungen vom 1. 8. waren die Knospen am 31. 7. 16 Uhr kastriert worden. Bestäubt wurde nach 18 Stunden. Trotzdem war der Samenansatz nicht besser als bei den anderen, eher schlechter. Die Kapseln 6, 9, 13, 14, 16—19 (s. Abb. 4) gehören hierher. Die kühlere Nacht zwischen Kastration und Bestäubung wird das Reifen der Samenanlagen verzögert haben. Die Samenansätze sind sehr unterschiedlich.

Folgende Prozentsätze wurden gefunden:

Kapsel 1—10: 52,4—31,0%, i. D. 43,1% gr. Sa
0,9— 0,0%, i. D. 0,3% geschr. Sa
1,3— 0,0%, i. D. 0,5% gr. Pu

Geschr. Sa und gr. Pu sind wenig häufig; zuweilen fehlen sie überhaupt. Bei den Kapseln 11—20 sind es nur noch 28,4—10,6%, i. D. 19,7% gr. Sa.

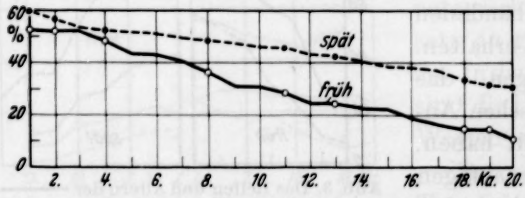


Abb. 4. Der Samenansatz bei den Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × Typ A (v). ——— früh; – – – spät

Die Samen der in Abb. 4 markierten Kapseln wurden ausgelegt, auch die der Kapsel 1. Doch keimten letztere zu nur 77,1%. Deshalb wurde diese Aufzucht weggelassen. Sonst war die Keimung sehr gut (98,3 bis 92,6%). Die Ausfälle betrugen zwischen 3,4—0,7%. Den Protokollen nach dürften sie sich ziemlich gleichmäßig auf die v · I und v · v verteilen.

In der Abb. 5 sind links die Kurven für den Samengehalt der für die Aufzuchten verwendeten 8 Kapseln sowie diejenigen für die prozentualen Anteile der v · I und v · v gezeichnet, die darüber nach fallenden Werten angeordnet sind. Stets sind die v · v weniger häufig. Besonders groß ist der Unterschied bei den Aufzuchten aus Samen der Kapseln mit schlechtem Samenansatz. Einmal fehlen die v · v ganz. Die v-Samenanlagen beginnen also später als die I-Samenanlagen, die v-Schläuche chemotropisch anzuziehen.

Bei den Kreuzungen v · I × Typ A (v) spät war 50—54 Stunden nach der Kastration bestäubt worden, wieder an 3 verschiedenen Tagen (s. Tabelle 1). Die Kapseln 1—4 gehören zu den Kreuzungen vom 1. 8., Kapsel 5 zu denjenigen des 30. 7. und Kapsel 6 zu denen des 14. 8. Hernach sind die Kapseln von verschiedenen Tagen gleichmäßig verteilt.

Wie die Kurve für den Samenansatz der Abb. 4 zeigt, setzen die Kreuzungen mit Spätbestäubung durchweg besser an als diejenigen mit

Frühbestäubung, wenn auch anfänglich der Unterschied nicht groß ist. Gezählt wurden:

Kapsel 1—10: 59,7—46,0% i. D. 51,7% gr. Sa
0,4— 0,0% i. D. 0,1% geschr. Sa
0,8— 0,0% i. D. 0,4% gr. Pu

Wieder sind die geschr. Sa und das gr. Pu sehr spärlich. Gegenüber den Kreuzungen mit Frühbestäubung ist der durchschnittliche Samenansatz um 8,6% höher. Bei den Kapseln 11—20 waren es 45,8 bis 30,2% i. D. 38,1% gr. Sa, also um 18,4% mehr als bei den Vergleichskreuzungen mit 19,7% gr. Sa.

Die Samen der bezeichneten Kapseln keimten zu 98,6—91,4%. Die Ausfälle betrugen 3,1—1,3%; sie waren so wie sonst auch. v · I waren es 32,4—19,9%, v · v 22,8 bis 4,6%. Die in den Aufzuchten gefundenen Prozentsätze sind aus der Abb. 5 zu entnehmen. Die Anteile der v · I schwanken beträchtlich, aber sie sind bei geringerem Samenansatz niedriger. Noch mehr ist das bei den v · v der Fall. Wenn der geringere Samenansatz und die dementsprechend geringer werdende Häufigkeit der v · I und v · v durch das Altern der Samenanlagen bedingt ist, so zeigen die Schwankungen der Häufigkeit der v · I, daß dieses Altern bei den v- und I-Samenanlagen nicht gleichmäßig verläuft. In jedem Fall ist die Affinität v—v geringer als I—v.

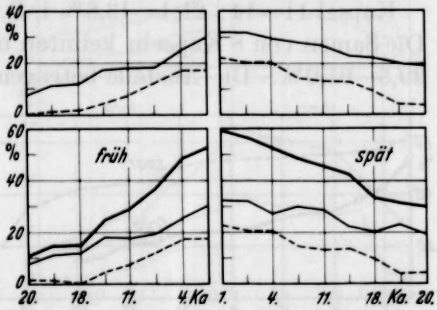


Abb. 5. v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × Typ A (v). ——— % große Samen; ——— % I · v; — — — % v · v

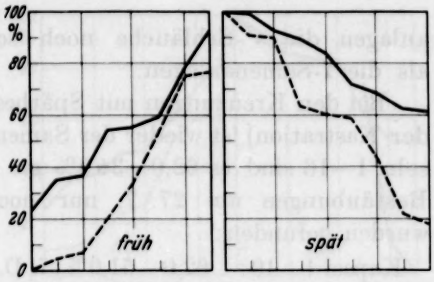


Abb. 6. Das Reifen und Altern der ——— I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.; — — — v-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.

Die Werte für die Kurven der Abb. 6 wurden wieder so berechnet wie oben angegeben. Sie zeigen, daß die v-Samenanlagen später als die I-Samenanlagen mit der chemotropischen Anziehung beginnen und diese auch schneller und stärker wieder verlieren. Wir finden also das gleiche wie bei den vorbesprochenen Kreuzungen.

c) *Oe. odorata* (v · I) *Berteriana*-Plasma *Berteriana*-Plastiden. Bei v · I × Typ A (v) früh war am 28. 7. und 31. 7., 17 bzw. 8 Stunden nach der Kastration bestäubt worden. Die Kreuzungen vom 31. 7. setzten schlechter an; die Kapseln 7, 10, 13 und 14 stammen daraus. Bei 6 weiteren waren es so wenig große Samen,

daß sie gar nicht ausgezählt wurden. Man könnte meinen, daß daran der in den Protokollen vermerkte Regen schuld wäre. Aber die Kreuzungen mit Spätbestäubung setzten gerade an diesem Tag recht gut an (Kapsel 1—5, 7).

Gezählt wurden 53,2—13,8% gr. Sa (Abb. 7). Die Schwankungen sind gerade bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung besonders groß.

Kapsel 1—10: 53,2—25,0% i. D. 33,4% gr. Sa
0,4— 0,0% i. D. 0,1% geschr. Sa
0,8— 0,0% i. D. 0,2% gr. Pu

Kapsel 11—14: 21,1—13,8% i. D. 17,9% gr. Sa

Die Samen von 8 Kapseln keimten bis auf die der Kapsel 1 (84.6%) zu 99,5—91,0%. Die Ausfälle betrugen 2,1—0,5%. Die Anteile der v · I und v · v in den Aufzuchten sind aus der Abb. 8 zu entnehmen. Wieder sind die v · v weniger häufig als die v · I; besonders gering ist ihr Anteil bei den Aufzuchten aus Samen der Kapseln mit schlechtem Ansatz, weil die v-Samenanlagen die v-Schläuche noch schlechter chemotropisch anziehen als die I-Samenanlagen.

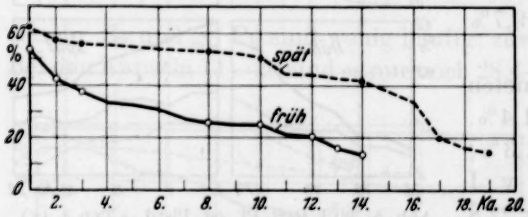


Abb. 7. Der Samenansatz bei den Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × Typ A (v); ——— früh; – – – spät

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung (54 und 47 Stunden nach der Kastration) ist wieder der Samenansatz viel besser. Bei den Kapseln 1—16 sind es 62,0—34,0% gr. Sa, bei den Kapseln 17—19 aus Bestäubungen am 27. 7. nur noch 20,3—14,6%. Folgende Werte wurden gefunden:

Kapsel 1—10: 62,0—51,0%, i. D. 55,0% gr. Sa
0,4— 0,0%, i. D. 0,1% geschr. Sa (meist fehlend)
0,4— 0,0%, i. D. 0,1% gr. Pu (meist fehlend)

Kapsel 11—19: 44,6—14,6%, i. D. 33,0% gr. Sa

Die Samen aus 8 Kapseln keimten zu 97,3—91,4%, also so gut wie sonst. Die Ausfälle betrugen 3,5—0,6%. Bei 6 Aufzuchten wurden bei geringen Schwankungen 35,3—28,0% v · I und 22,9—11,6% v · v gezählt. Wieder sind diese weniger häufig als die v · I. Bei den beiden Aufzuchten aus den Samen der Kapseln 17 und 19 waren es 14,4 und 12,1% v · v, also sogar etwas mehr als in der Aufzucht zuvor. Aber die Anteile der v · I sind mit 4,4 und 0,4% besonders gering. Deshalb ist der Samenansatz so schlecht gewesen.

Die Kurven der Abb. 9 für das Reifen und Altern der v- und I-Samenanlagen zeigen, daß bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung die v-Samenanlagen später zu reifen beginnen als die I-Samenanlagen. Ein

Unterschied bleibt erhalten, wenn er auch geringer wird. Auch die I-Samenanlagen haben zur Zeit der frühen Bestäubung noch nicht das Optimum der chemotropischen Anziehung erreicht, noch weniger aber die v-Samenanlagen. Die Kreuzungen mit Spätbestäubung zeigen dann, daß bei den v- und I-Samenanlagen das chemotropische Anziehungsvermögen nachzulassen beginnt. Beide altern erst in derselben Weise. Dann aber vermögen die überalterten I-Samenanlagen die v-Schläuche nur noch ganz wenig anzuziehen, während bei den v-Samenanlagen die Abnahme dieser Fähigkeit nicht so kraß ist. Bei den anderen Kreuzungsgruppen war das ganz anders gewesen. Möglicherweise ist daran schuld, daß die als ♀ verwendete v · I *Berteriana*-Plasma und *Berteriana*-Plastiden besaß.

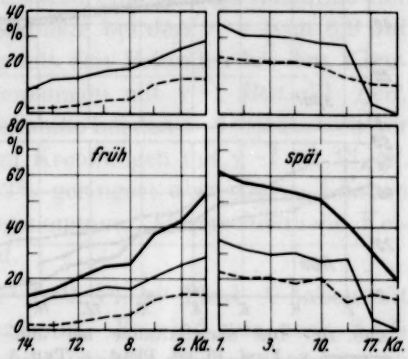


Abb. 8. v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × Typ A (v). ——— % große Samen; ——— % I · v; — — — % v · v

Um den Einfluß dieser genetischen Komponenten zu ermitteln, müssen die 3 Kreuzungsgruppen im nachfolgenden Abschnitt genau miteinander verglichen werden.

d) Vergleich der Kreuzungen. Leider war es unmöglich gewesen, die Kreuzungen alle an ein und demselben Tag zu machen (s. Tabelle 1). Dadurch haftet dem Vergleich zweifellos eine gewisse Unsicherheit an.

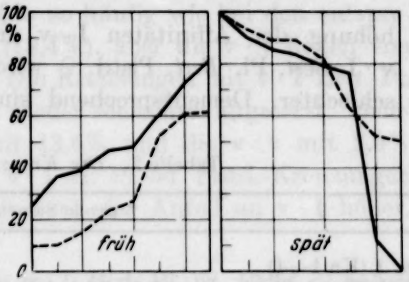


Abb. 9. Das Reifen und Altern der ——— I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. — — — v-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.

In der Abb. 10 sind die Kurven des Samenansatzes der Kreuzungen mit den 3 verschiedenen v · I gezeichnet. Diejenigen mit der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀♀ haben bei Frühbestäubung besser angesetzt als die Kreuzungen mit den beiden anderen v · I.

Nur bei der ersten Kapsel der Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀, ist der Samenansatz mit 53,2% etwas besser. Verglichen mit den Kreuzungen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ setzten diejenigen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. bald besser, bald schlechter an.

In den Kurven sind diejenigen Kapseln bezeichnet, deren Samen jeweils für die Aufzuchten ausgelegt wurden. Diese vergleichen wir an Hand der Tabelle 2. In dieser sind die Aufzuchten aus den Samen der aus Abb. 10 ablesbaren Kapseln in Gruppen zusammengefaßt. Es sind jeweils die Grenz- und Durchschnittswerte der großen Samen sowie der

v · I und v · v angegeben. Wenn die Summen der letzteren kleiner sind als der zugehörige Prozentsatz an großen Samen, so deshalb, weil nicht alle Samen gekeimt haben und Ausfälle an Keimlingen nicht zu vermeiden sind.

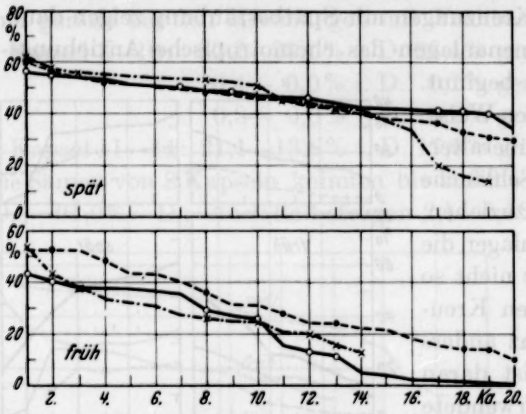


Abb. 10. Die Samenansätze bei den Kreuzungen ——— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × Typ A (v); — — — v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × Typ A (v); —·—·— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × Typ A (v) je nach Früh- und Spätbestäubung

Gruppe 1. Bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ waren es i. D. 40,7% gr. Sa, 21,7% v · I und 13,3% v · v. Diejenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ hatten mit 50,3% gr. Sa sehr viel besser angesetzt. Besonders die v · I (27,8%), aber auch die v · v (17,3%) sind häufiger als zuvor. Das *Berteriana*-Plasma bewirkt demnach eine Erhöhung der Affinitäten I—v und v—v. Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ wird der Samenansatz (44,3%) wieder schlechter. Dementsprechend sinken auch die Anteile der v · I auf

Tabelle 2. *Die Kreuzungen mit Frühbestäubung*

♀	% große Samen	% v · I	% v · v
Gruppe 1 (Ka 1—4)			
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	43,5—38,1, i. D. 40.7	23,5—20,6, i. D. 21,7	14,7—11,9, i. D. 13,3
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	52,2—48,4, i. D. 50,3	30,0—25,5, i. D. 27,8	17,5—17,1, i. D. 17,3
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	53,2—37,3, i. D. 44,3	28,8—21,2, i. D. 25,3	14,2—12,0, i. D. 13,4
Gruppe 2 (Ka 8—11)			
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	29,3—26,3, i. D. 27,8	17,8—16,1, i. D. 17,0	7,7— 6,0, i. D. 6,9
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	36,3—28,4, i. D. 32,4	19,2—17,6, i. D. 18,4	12,2— 7,5, i. D. 9,9
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	26,0—25,0, i. D. 25,5	17,1—16,5, i. D. 16,8	6,4— 5,5, i. D. 6,0
Gruppe 3 (Ka 12—13)			
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	13,9—12,1, i. D. 13,0	8,7— 7,8, i. D. 8,3	2,6— 1,9, i. D. 2,3
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	24,6	18,0	4,7
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	20,5—16,1, i. D. 18,3	14,0—13,1, i. D. 13,6	3,5— 2,3, i. D. 2,9
Gruppe 4 (Ka 18—20)			
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	14,7—10,6, i. D. 13,2	11,9— 7,5, i. D. 10,3	1,6— 0,0, i. D. 0,9

25,3%, der v · v auf 13,4% ab. Die *Berteriana*-Plastiden haben also auch einen Einfluß auf das chemotropische Anziehungsvermögen der v- und I-Samenanlagen. Im Vergleich zu den Kreuzungen mit v · I

od. Pl. *od.* Plstd. ♀ ist die geringe und auch nur in 2 Aufzuchten erkennbare Zunahme des Samenansatzes allein durch eine solche bei den v · I bedingt. Die v · v sind gleich häufig.

Gruppe 2. Wieder haben die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ besser (32.4%) angesetzt als diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. (27,8%); aber der Unterschied ist kleiner und durch eine geringe Zunahme der v · I (von 17,0 auf 18,4%) und eine größere bei den v · v (von 6,9 auf 9,9%) bedingt. In Übereinstimmung mit den Befunden bei den Kreuzungen der Gruppe 1 setzten die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ schlechter an; auch ist die Abnahme bei den v · I wieder weniger groß als bei v · v. Verglichen mit den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ ist der Samenansatz um 2,3% geringer; aber die v · I haben nicht, die v · v nur unbedeutend abgenommen. Unterschiedliche Keimung und Ausfälle sind daran schuld.

Gruppe 3. Die Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ haben mit 13,0% gr. Sa. am schlechtesten angesetzt. Es sind nur noch 8,3% v · I und 2,3% v · v; diese haben verhältnismäßig stärker abgenommen als die v · I. Nur eine Kreuzung mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. kann damit verglichen werden. Der Samenansatz beträgt doch noch 24,6%. Auffallenderweise sind die v · I mit 18,0% so häufig wie bei den entsprechenden Kreuzungen der Gruppe 2 (18,4%), aber die v · v haben von 9,9% auf 4,7% stark abgenommen. Die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. haben mit 18,3% gr. Sa. wieder schlechter angesetzt. Dementsprechend sind auch die v · I mit 13,6% und die v · v mit 2,9% weniger häufig. Verglichen mit den v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.-Kreuzungen ist aber sowohl der Samenansatz als auch der Anteil an v · I höher, nicht jedoch der Anteil an v · v.

Gruppe 4. Nur 3 Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ haben mit 13,2% gr. Sa. so angesetzt, daß sie aufgezogen werden konnten. 10,3% v · I kamen auf nur noch 0,9% v · v. Die v-Samenanlagen reifen eben später als die I-Samenanlagen.

Die Befunde legen den Gedanken nahe, daß die v- und I-Samenanlagen, je nachdem welches Plasma und welche Plastiden die ♀♀ haben, verschieden schnell reifen und dementsprechend die v-Schläuche verschieden gut chemotropisch anziehen. Es ist doch kein Zufall, daß die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. besser ansetzten und auch in den letzten Kapseln noch über 10% gr. Sa. gezählt wurden. Die v- und I-Samenanlagen reifen hier schneller als bei den anderen beiden ♀♀, die auch diesbezügliche Unterschiede, nur weniger ausgesprochen, erkennen lassen. Das verschiedenartige Reifen zeigt auch ein Vergleich der Kurven der Abb. 3, 6 und 9. Nur müssen bei der Abb. 6 die ersten 3 Werte unberücksichtigt bleiben, weil sie auf die 3 Kreuzungen

mit dem niedrigsten Samenansatz zurückgehen, die bei den anderen Kreuzungsgruppen keine Entsprechung haben.

Bei den verschiedenen Kreuzungen mit Spätbestäubung sind die Unterschiede im Samenansatz geringer (s. Abb. 10). Bei denjenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. fällt die Kurve ziemlich gleichmäßig von 56,4% auf 40,8% bei der 19. Kapsel, dann auf nur noch 34,4% bei der 20. Kapsel ab. Die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. setzten erst etwas besser an, wie das bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung ganz allgemein der Fall gewesen war. Von der 3. Kapsel ab sind die Samenansätze gleich oder nur wenig kleiner. Später werden die Unter-

Tabelle 3. *Die Kreuzungen mit Spätbestäubung*

♀	% große Samen	% v · I	% v · v
Gruppe 1 (Ka 1—4)			
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	56,4—55,1, i. D. 55,8	29,3—25,8, i. D. 27,6	25,2—21,0, i. D. 23,1
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	59,7—52,3, i. D. 56,2	32,4—27,2, i. D. 30,6	22,8—20,5, i. D. 21,3
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	62,0—55,9, i. D. 58,4	35,3—29,6, i. D. 32,2	22,9—20,5, i. D. 21,7
Gruppe 2 (Ka 7—14)			
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	50,5—46,4, i. D. 48.6	29,1—27.0, i. D. 27,7	19,2—13,2, i. D. 16,5
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	48,6—42,6, i. D. 45,7	30,0—22,3, i. D. 27,1	14,4—13,3, i. D. 13,8
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	53,2—42,0, i. D. 48,7	30,2—27,1, i. D. 28,4	20,4—11,6, i. D. 16,9
Gruppe 3 (Ka 17—20)			
v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.	42,0—40,8, i. D. 41,5	27,9—24,0, i. D. 25,7	9,0— 6,6, i. D. 8,2
v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.	33,3—30,2, i. D. 31,7	23,3—19,9, i. D. 21,2	9,9— 4,6, i. D. 6,5
v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.	20,3—14,6, i. D. 17,5	4,4— 0,4, i. D. 2,4	14,4—12,1, i. D. 13,3

schiede größer. Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ sind bei den Kapseln 1—10 die Samenansätze durchweg höher. Dann aber sinken sie von 44,6% bei der 11. Kapsel erst langsam, dann schneller auf nur noch 14,6% ab. Die Unterschiede im Kurvenverlauf für die Kreuzungen mit den 3 verschiedenen v · I sind aber nicht groß. Deshalb sollen auch die Aufzuchten an Hand der Tab. 3, die so wie die Tab. 2 aufgestellt wurde, nur kurz verglichen werden.

Gruppe 1. Bei den beiden Aufzuchten der Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. mit einem durchschnittlichen Samenansatz von 55,8% wurden 27,6% v · I und 23,1% v · v gezählt. Von den 3 Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. setzten 2 besser, die 3. aber schlechter an, so daß es i. D. auch nur 56,2% gr. Sa. waren. Die v · I (30,6%) haben zugenommen; die v · v sind mit 21,3% etwas weniger häufig als in den Vergleichskreuzungen. Der bessere Samenansatz bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ (58,4%) ist hauptsächlich durch eine nochmalige Erhöhung bei den v · I auf 32,2% bedingt; die v · v sind mit 21,7% so häufig wie zuvor.

Gruppe 2. Bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ ist der Samenansatz mit 48,6% um 7,2% niedriger als bei denjenigen der

Gruppe 1. Dabei sind die v · I (27,7%) so häufig wie dort; aber die v · v (16,5%) haben stark abgenommen, weil die v-Samenanlagen schneller altern als die I-Samenanlagen. Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd., die durchweg schlechter ansetzten (45,7%), sind die v · I (27,1%) so häufig wie bei den Vergleichskreuzungen; v · v waren es nur 13,8%. Von den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. hatten 2 besser, eine aber schlechter angesetzt als diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd., wie das ganz allgemein bei den Kreuzungen der 3. Gruppe der Fall ist. So sind die Durchschnittswerte (48,7 gr. Sa., 28,4% v · I und 16,9% v · v) fast dieselben wie bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.

Gruppe 3. Die Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. setzten am besten an (41,5%). Die Abnahme um 7,1% gegenüber den gleichen Kreuzungen der Gruppe 2 ist in erster Linie durch die v · v bedingt, von denen nur noch 8,2% gezählt wurden. Die v · I mit 25,7% sind nur wenig zurückgegangen. Die Prozentsätze für beide Formen sind etwas zu niedrig, denn der Unterschied im Samenansatz gegenüber denselben Kreuzungen der Gruppe 2 beträgt 7,1%, bei den v · I + v · v aber 10,2%. Schlechtere Keimung und größere Ausfälle sind daran schuld. Bei den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. sind es nur noch 31,7% gr. Sa. Die v · I (21,2%), z. T. auch die v · v (6,5%) haben abgenommen. Mit 17,5% gr. Sa. haben die Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ am schlechtesten angesetzt. Auffallenderweise sind die v · I mit 2,4% nur noch gering vertreten, während die v · v (13,3%) häufiger sind als in den Vergleichskreuzungen. Das kann so gedeutet werden, daß die I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. rascher altern als bei den beiden anderen v · I, daß es aber bei den v-Samenanlagen gerade umgekehrt ist.

Es ist vielleicht kein Zufall, daß ein Einfluß des Plasmas und der Plastiden bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung und dann wieder bei den am schlechtesten ansetzenden mit Spätbestäubung festzustellen ist. Möglicherweise ist es so, daß die v- bzw. I-Samenanlagen bei den 3 verschiedenen v · I unterschiedlich schnell reifen und altern und dementsprechend die Pollenschläuche verschieden gut anziehen. Dabei können sich unter Umständen die vergleichbaren Samenanlagen, sofern sie sich im optimalen Reifezustand befinden, im chemotropischen Anziehungsvermögen kaum unterscheiden. Dann wäre es verständlich, daß man das eine Mal einen deutlichen Einfluß des Plasmas bzw. der Plastiden feststellen kann, ein anderes Mal aber nicht. Es kommt offenbar sehr darauf an, zu welchem Zeitpunkt bestäubt wird. Das würde ein Vergleich mit den entsprechenden Kreuzungen aus anderen Jahren möglicherweise zeigen. Von einem solchen soll aber, wie übrigens auch bei den Kreuzungen mit I · I ♂ des nächsten Abschnittes, abgesehen

werden. Erst wenn alle vergleichbaren Untersuchungen ausgewertet und die im Gang befindlichen abgeschlossen sind, sollen die Ergebnisse zusammen diskutiert werden.

Auf jeden Fall setzen die Kreuzungen mit Frühbestäubung schlechter an als diejenigen mit Spätbestäubung. Das war bei den *Oe. Berteriana* (B · *l*) × Typ A (v)-Kreuzungen anders gewesen. Die allein auftretenden *l* · v waren bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung so häufig wie bei denjenigen mit Spätbestäubung. Die *l*-Samenanlagen reifen und altern eben anders als die v- bzw. I-Samenanlagen.

II. Die Kreuzungen mit I · I ♂

Die I · I ist eine Homozygote mit dem I-Komplex der *Oe. odorata* (v · I). Sie ist nur mit *Berteriana*-Plastiden lebensfähig. In den Kreu-

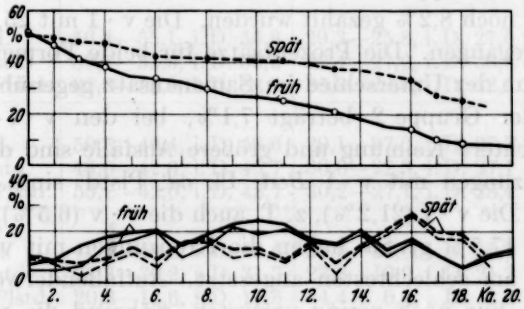


Abb. 11. v · I od. Pl. od. Plstd. × I · I. Obere Kurven: % große Samen { früh / spät

Untere Kurven: { % grobes Pulver / % grobes Pulver + geschrumpfte Samen — früh — spät

zungen mit v · I ♀ sollten v · I und I · I auftreten. Wenn aber die ♀♀ *odorata*-Plastiden besitzen, sterben, wie v. Zitek gezeigt hat, die I · I in den verschiedensten Stadien der Embryonalentwicklung ab. Die Samenanlagen mit den abgestorbenen Embryonen werden zu dem groben Pulver und den geschrumpften Samen, die in solchen Kreuzungen auffallend häufig sind. Das zeigt Abb. 11. Die beiden oberen Kurven geben an, wieviel große Samen (in % bezogen auf den ganzen Kapselinhalt) in den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ bei Früh- und Spätbestäubung gezählt wurden. In den unteren Kurven sind die zugehörigen Prozentsätze des groben Pulvers bzw. des groben Pulvers + der geschrumpften Samen eingetragen. Diese schwanken sehr stark. Es ist nun bemerkenswert, daß in den Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × Typ A (v) geschrumpfte Samen und grobes Pulver sehr spärlich sind und oft ganz fehlen. Darauf wurde immer wieder hingewiesen. Man wird demnach schließen können, daß bei den Kreuzungen mit I · I ♂

darin I · I-Embryonen enthalten waren. Bei den Kreuzungen mit dem besten Samenansatz sind die geschrumpften Samen und das grobe Pulver verhältnismäßig selten. In den Aufzuchten waren die I · I dann entsprechend häufig. Es können offenbar bei günstigen Reifebedingungen die I · I-Embryonen sich soweit entwickeln, daß die Samen mit diesen z. T. keimten. Die I · I sind die schwächlichen Keimlinge mit gelblichen Kotyledonen, die dann bald absterben. Wenn in den Kreuzungen nur diese gezählt und berücksichtigt würden, so bekäme man viel zu niedrige Werte für die I · I. Deshalb wurden zu den großen Samen die Anteile an grobem Pulver und geschrumpften Samen jeweils

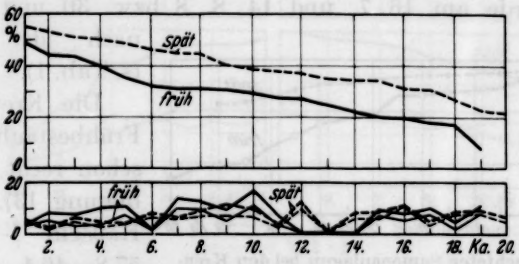


Abb. 12. v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × I · I. Obere Kurven: % große Samen { ——— früh – – – spät

Untere Kurven: { % grobes Pulver; % grobes Pulver + geschrumpfte Samen ——— früh – – – spät

dazugezählt und so die Zahl der befruchteten Samenanlagen erhalten. Diese Werte wurden um 1% erniedrigt, da etwa so viel grobes Pulver + geschrumpfte Samen auch in solchen Kreuzungen vorhanden sind, bei denen absterbende Embryonen an sich nicht vorkommen sollten. Von diesen Werten wurden dann die Prozente der aufgetretenen v · I abgezogen. Die Differenzen sind dann die prozentualen Anteile der I · I. Diese sind etwas zu hoch, weil wohl auch nicht alle Samen mit v · I-Embryonen gekeimt haben, und in den Aufzuchten auch v · I-Keimlinge ausgefallen sind. Aber wir machen mit dieser Art der Berechnung sicher keinen großen Fehler. So wurde übrigens auch bei anderen Untersuchungen verfahren (SCHWEMMLE 1957 d).

In den Kreuzungen mit v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. sollten eigentlich das grobe Pulver und die geschrumpften Samen fehlen, denn die I · I sind in diesem Fall an sich lebensfähig. Aber die Abb. 12 zeigt, daß auch hier beide recht häufig sind, wenn auch seltener als in den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀. Nun hat sich all die Jahre gezeigt, daß die pikierten I · I in den Töpfen recht anfällig sind. Sie bedürfen sorgfältiger Pflege, und auch dann fallen noch manche aus. Es ist sicher so, daß auch die I · I-Embryonen mit *Berteriana*-Plastiden leicht in der Entwicklung gehemmt und gestört werden. Sie sterben zum

Teil ab. Die Samenanlagen mit diesen werden ebenfalls zu geschrumpften Samen und grobem Pulver. Deshalb wurden auch in diesen Kreuzungen die Prozentsätze der befruchteten Samenanlagen und der I · I in der oben angegebenen Weise berechnet.

Bei der Planung der Aussaaten für das Frühjahr 1954 waren unter Zugrundelegen der Kurven für die großen Samen bei den Vergleichskreuzungen jeweils die Kapseln mit den gleichen Nummern wie bei diesen ausgewählt worden (in der Abb. 11 signiert). Nach der erst später erfolgenden Berechnung der % befruchteter Samenanlagen ergaben sich Verschiebungen wie die Abb. 13 zeigt. Aber der Vergleich der Kreuzungen wird dadurch nicht wesentlich beeinträchtigt.

a) *Oe. odorata* (v · I) *odorata*-Plasma *odorata*-Plastiden ♀♀. Bestäubt wurde am 16. 7. und 14. 8., 8 bzw. 30 und 54 Stunden nach der Kastration (s. Tab. 1).

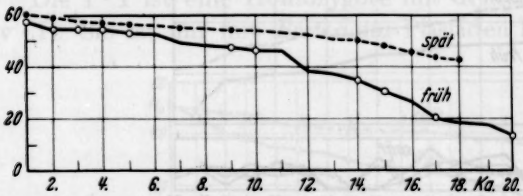


Abb. 13. % befruchteter Samenanlagen bei den Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × I · I. ——— früh; — — — spät

Die Kreuzungen mit Frühbestäubung setzten schon recht gut an (Abbildung 13). Bei den Kapseln 1—10 waren 57,8—46,4, i. D. 52,0% aller Samenanlagen befruchtet worden. Bei der 11. Kapsel waren es noch 46,3%, dann aber sinken die Werte ziemlich gleichmäßig auf nur noch 13,5% ab, weil die Samenanlagen noch nicht reif genug waren, um die I-Schläuche gut chemotropisch anzuziehen.

Die Kreuzungen mit Spätbestäubung (Abb. 13) setzten durchweg besser an. (Ka 1—10: 60,3—54,1, i. D. 56,7% befr. Samenanlagen.) Von der 11. Kapsel an (53.2%) nehmen die Werte allmählich bis 42,4% bei der 18. ab. Die v- und I-Samenanlagen müssen demnach sehr lange ihre Fähigkeit, die I-Schläuche chemotropisch anzuziehen, behalten.

Die Samen der in der Abb. 13 bezeichneten Kapseln wurden ausgelegt. In der Abb. 14 sind die % befruchteter Samenanlagen angegeben, bei den Kurven für die Kreuzungen mit Frühbestäubung nach steigenden, für diejenigen mit Spätbestäubung nach fallenden Werten angeordnet. Die Kurven darunter geben an, wieviel % v · I in den einzelnen Aufzuchten gezählt wurden. Die Anteile der I · I wurden in der oben angegebenen Weise berechnet.

Von den Kreuzungen mit Frühbestäubung sind bei der Aufzucht aus Samen der Kapsel 20 mit dem schlechtesten Samenansatz die v · I (8%) häufiger als die I · I (5,5%). Sonst aber ist es umgekehrt bis auf eine, bei der die v · I (23,8%) so häufig sind wie die I · I (23,9%). Demnach ziehen die I-Samenanlagen die I-Schläuche besser chemotropisch an als die v-Samenanlagen. Das zeigen die oberen Kurven

mit den nach steigenden Werten angeordneten Anteilen der beiden Formen. Da sonst für die Bestimmung der Affinitäten die Aufzuchten aus Samen der Kapseln mit dem besten Samenansatz verwendet wurden, wurden dementsprechend Durchschnittswerte für 5 Aufzuchten berechnet. Demnach erhalten wir die Affinitäten v—I = 24,5 und I—I = 30,4.

Auch bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung sind bis auf eine Ausnahme die I · I häufiger als die v · I. Das zeigen besonders die

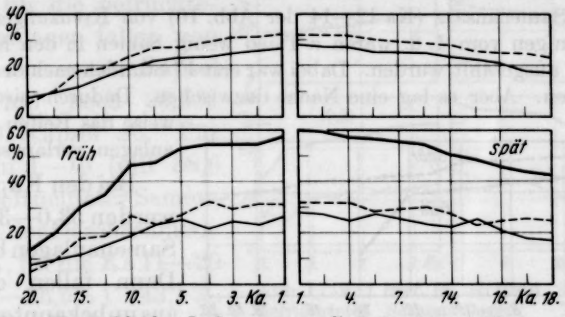


Abb. 14. v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × I · I. ——— % befr. Samenanlage; – – – % v · I; — — — % I · I

Abb. 15. Das Reifen und Altern der ——— I-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.; – – – v-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.

oberen Kurven, die gewissermaßen angeben, welche Anteile an v · I und I · I erwartet werden können. Die wieder aus 5 Aufzuchten errechneten Affinitäten sind v—I = 26,9 und I—I = 30,9. Demnach erreichen die I-Samenanlagen verhältnismäßig bald — durch die Kreuzungen mit Frühbestäubung erfaßt — die Fähigkeit, die I-Schläuche optimal anzuziehen, nicht aber die v-Samenanlagen. Beide behalten aber ihre chemotropische Anziehungsfähigkeit recht lange bei, denn die Werte für die v · I fallen nur von 28,3% auf 17,3%, für die I · I von 32,2% auf 23,2% ab. Dem Aussehen der dem Abblühen nahen Blüten nach hätte das kaum erwartet werden können.

Das Reifen und Altern der v- und I-Samenanlagen, aus der Abb. 14 schon ablesbar, zeigen noch besser die Kurven der Abb. 15. Es sieht so aus, als ob die v-Samenanlagen zunächst die I-Schläuche besser

chemotropisch anziehen würden als die I-Samenanlagen, die aber hernach, schneller reifend, eher das Optimum der chemotropischen Anziehung erreichen. Beide altern nur langsam, die v-Samenanlagen zuletzt etwas rascher als die I-Samenanlagen.

b) ***Oe. odorata* (v · I) *Berteriana*-Plasma *odorata*-Plastiden.** ♀♀. Die Kreuzungen mit Frühbestäubung waren am 27. 7. und 1. 8. 1953 gemacht worden, 7 und 18 Stunden nach der Kastration. Nichts deutet darauf hin, daß sie verschieden angesetzt hätten. Zwar stammen die 3 Kapseln mit dem schlechtesten Samenansatz (Ka 12—14 der Abb. 16) von Kreuzungen am 27. 7., aber bei denjenigen vom 1. 8. waren z.T. so wenig Samen in den Kapseln, daß diese gar nicht ausgezählt wurden. Dabei war erst 17 Stunden nach der Kastration bestäubt worden. Aber es lag eine Nacht dazwischen. Dadurch wird möglicherweise das Reifen der Samenanlagen verlangsamt.

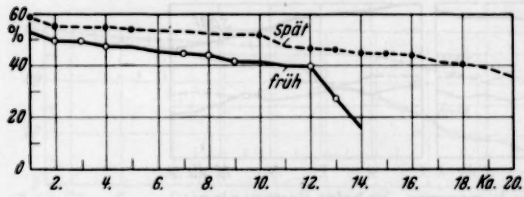


Abb. 16. % befruchteter Samenanlagen bei den Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × I · I; ——— früh; — — — spät

Bei den Kapseln 1—12 wurden 53,0—39,9% aller Samenanlagen befruchtet. Dann fallen die Werte aus unbekannten Gründen rasch auf nur noch 16,2% ab. Bei den restlichen Kapseln war der Samenansatz noch schlechter; sie wurden gar nicht ausgezählt. Für die Kapseln 1—10 mit 53,0—41,5% befruchteter Samenanlagen ist der Durchschnittswert 46,5%; dieser ist um 5,5% niedriger als bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ (s. S. 238).

Bei den 8 Aufzuchten aus Samen der in der Abb. 16 bezeichneten Kapseln waren die v · I und I · I bei den üblichen Schwankungen etwa gleich häufig. Nur bei einer Aufzucht (Ka 12) waren die I · I mit 27,6% sehr viel häufiger als die v · I mit 12,3%. Aber die oberen Kurven der Abb. 17 zeigen, daß bei diesen Kreuzungen die v · I und I · I gleich häufig sind. Die wieder aus 5 Aufzuchten erhaltenen Affinitätswerte sind v—I = 23,9 und I—I = 23,2.

Ein Vergleich mit den Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × I · I zeigt, daß die Affinität v *Bert.* Pl. *od.* Plstd.—I = 23,9 etwa dieselbe ist wie die Affinität v *od.* Pl. *od.* Plstd.—I = 24,5. Aber die Affinität I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.—I = 23,2 ist um 7,2 niedriger als die Affinität I *od.* Pl. *od.* Plstd.—I = 30,4. Deshalb ist der Samenansatz in diesen Kreuzungen geringer.

Die Kurven der Abb. 18 zeigen, daß die v-Samenanlagen jetzt schneller reifen als die I-Samenanlagen, aber so wie bei der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. (s. Abb. 15). Die I-Samenanlagen haben zur Zeit der Befruchtung das optimale Anziehungsvermögen bei weitem nicht erreicht, während das bei den I-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. doch

der Fall gewesen war. Das *Berteriana*-Plasma bewirkt demnach ein langsameres Reifen der I-, nicht aber der v-Samenanlagen.

Die Kreuzungen mit Spätbestäubung waren an 3 verschiedenen Tagen gemacht worden (s. Tab. 1). Sie setzten gleich gut an. Bestäubt wurde 50—54 Std nach der Kastration. Trotzdem ist der Samenansatz überraschend hoch und durchweg besser als bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung (s. Abb. 16). Die Werte für die befruchteten Samenanlagen fallen von 58,6% bei der ersten Kapsel auf immerhin noch 35,5% bei der 20. Kapsel ab. Für die Kapseln 1—10 (mit 58,6 bis 51,9% befruchteter Samenanlagen) ist der Durchschnittswert 54,1%, für die Ka 11—20 (mit 47,8—35,5%) 43,1%. Bei den 11 Aufzuchten aus Samen der in Abb. 16 bezeichneten Kapseln sind die I · I meist häufiger als die v · I, vor allem bei den Aufzuchten aus Samen der Kapseln mit schlechterem Samen-Ansatz (Abb. 17). Nur bei der 4. und 16. Kapsel war es umgekehrt, aber mit solchen Schwankungen muß man immer rechnen. Bei den oberen Kurven sind die Prozentsätze nach fallenden Werten angeordnet. Die I · I sind jetzt durchweg häufiger als die v · I; nach rechts wird der Unterschied größer. Die wieder aus 5 Aufzuchten erhaltenen Affinitätswerte sind v—I = 26,2 und I—I = 28,7. Bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung waren diese nicht verschieden gewesen. Die Kurven der Abb. 18 zeigen, daß die v-Samenanlagen erst langsamer, hernach aber schneller altern als die I-Samenanlagen.

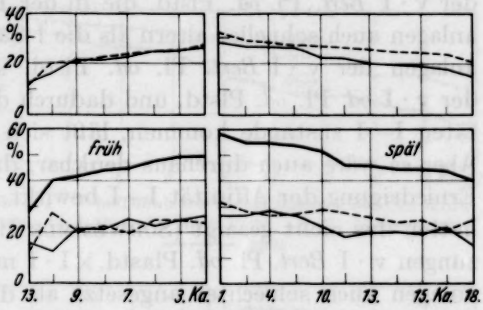


Abb. 17. v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × I · I. ——— % befruchteter Samenanlagen; ——— % v · I; — — — % I · I

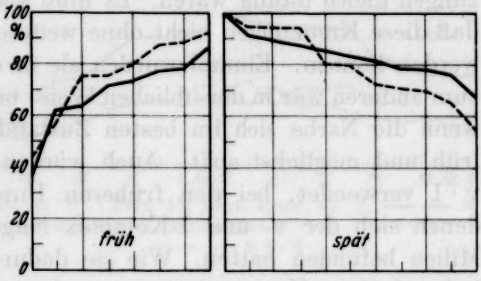


Abb. 18. Das Reifen und Altern der ——— I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.; — — — v-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.

Verglichen mit den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀♀ haben diejenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. wieder schlechter angesetzt; aber der Unterschied ist geringer. Für die Durchschnittswerte der Kapseln 1—10 beträgt er nur noch 2,6% gegenüber 5,5% bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung. Der geringere Samenansatz erklärt sich daraus, daß die Affinität I *Bert.* Pl. *od.* Plstd.—I = 28,7 um 2,2

niedriger ist als die Affinität I *od.* Pl. *od.* Plstd.—I = 30,9. Die Affinität v *Bert.* Pl. *od.* Plstd.—I = 26,2 ist fast die gleiche wie v *od.* Pl. *od.* Plstd.—I = 26,9. So war es auch bei den Frühbestäubungen gewesen. Bezeichnenderweise sind also die Affinitäten v—I beide Male etwas kleiner wenn v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. als ♀ verwendet wird.

Vergleichen wir die Abb. 15 und 18, so sieht es so aus, als ob bei der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. die in der Reife vorauseilenden v-Samenanlagen auch schneller altern als die I-Samenanlagen. Ob die I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. schneller altern als diejenigen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. und dadurch die Unterschiede in den Affinitäten I—I zustande kommen, läßt sich nicht mit Sicherheit ablesen. Aber es wäre auch durchaus denkbar, daß das *Berteriana*-Plasma eine Erniedrigung der Affinität I—I bewirkt. Aber andere Untersuchungen hatten das nicht gezeigt (SCHWEMMLE 1957d). Zwar hatten die Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *od.* Plastd. × I · I mit 49,2% befruchteter Samenanlagen auch schlechter angesetzt als diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. (53.2%), aber nur die v · I haben von 29,5% auf 24,1% abgenommen, während die I · I mit 27,1 und 27,0% in den Vergleichskreuzungen gleich häufig waren. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß diese Kreuzungen nicht ohne weiteres zum Vergleich herangezogen werden können. Einmal wurden sie in einem anderen Jahr gemacht, zum anderen war in der üblichen Weise bestäubt worden, nämlich dann, wenn die Narbe sich im besten Zustand befand und nicht, wie jetzt, früh und möglichst spät. Auch wurden hier andere, neu hergestellte v · I verwendet, bei den früheren Untersuchungen aber solche, bei denen sich der v- und I-Komplex länger im fremden plasmatischen Milieu befunden hatten. Wie sie dadurch verändert werden können, haben frühere Untersuchungen ergeben (SCHWEMMLE 1938). Wenn die 1957 hergestellten Kreuzungen, bei denen 0, 15, 24, 39, 48, 63, 72 Stunden nach der Kastration bestäubt wurde, ausgewertet sind, wird man möglicherweise einen besseren Einblick in das durch das verschiedene Plasma und die verschiedenen Plastiden bedingte unterschiedliche Reifen und Altern der I-Samenanlagen gewinnen und kann dann versuchen, die scheinbar gegensätzlichen Befunde bei den Untersuchungen in verschiedenen Jahren zu erklären.

c) ***Oe. odorata* (v·I) *Berteriana*-Plasma *Berteriana*-Plastiden ♀.** Die Kreuzungen mit Frühbestäubung waren an 3 verschiedenen Tagen gemacht worden, 17 und 8 Stunden nach der Kastration. Nichts deutet darauf hin, daß je nach dem Bestäubungstag verschieden viele Samenanlagen befruchtet wurden.

Bei den Kapseln 1—10 waren es 51,9—33,9 i.D. 45,5%, bei den Kapseln 11—19 32,9—17,6 i. D. 25,5% befruchteter Samenanlagen (Abb. 19).

10 Kreuzungen wurden aufgezogen. Sofern diese schlechter angesetzt hatten, waren die v · I weniger häufig als die I · I (s. Abb. 20). Bei

zunehmendem Samenansatz werden die Unterschiede kleiner. Das zeigen besonders die oberen Kurven mit den nach steigenden Werten angeordneten % v · I und I · I. Deshalb sind auch die wieder aus 5 Aufzuchten errechneten Affinitäten v—I = 24,4 und I—I = 24,9 gleich groß. Es reifen also die v-Samenanlagen, wie Abb. 21 zeigt, langsamer als die I-Samenanlagen, ziehen aber zuletzt die I-Schläuche so gut an wie die I-Samenanlagen.

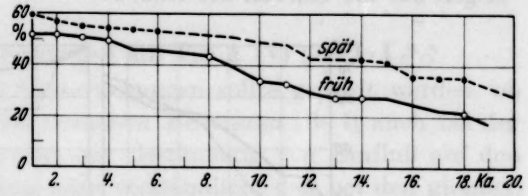


Abb. 19. % befruchteter Samenanlagen bei den Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × I · I. ——— früh; — — — spät

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung ist das nicht der Fall. Diese waren an 3 verschiedenen Tagen gemacht worden. Bestäubt wurde 48 und 73 Stunden nach der Kastration (s. Tab. 1). Jedenfalls haben die Kreuzungen mit Spätbestäubung wieder besser angesetzt als diejenigen mit Frühbestäubung. Bei den Kapseln 1—10 wurden 59,5—48,8 i. D. 53,4% aller Samenanlagen befruchtet, also um 7,9% mehr als bei den Vergleichskreuzungen. Bei den Kapseln 11—20 sind die Werte 47,6 bis 27,9 i. D. 38,0%. Hier beträgt der Unterschied sogar 12,5%.

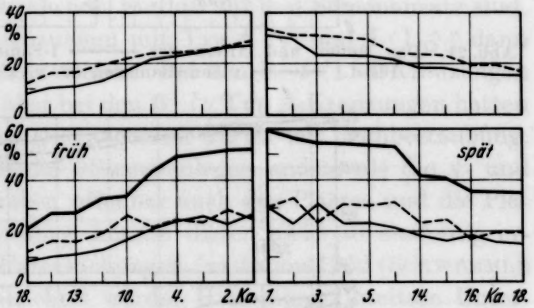


Abb. 20. v · I Bert. Pl. Bert. Plstd. × I · I. ——— % befruchteter Samenanlagen; ——— % v · I; — — — % I · I

Bei den Aufzuchten überwiegen zumeist die I · I. Die stets beobachtbaren Schwankungen zeigen, daß die v- und I-Samenanlagen unabhängig voneinander im chemotropischen Anziehungsvermögen variieren. Deshalb ist es wohl berechtigt, die % v · I und I · I nach fallenden Werten anzuordnen. So wurden die oberen Kurven erhalten. Diese zeigen, daß die I-Samenanlagen die I-Schläuche besser chemotropisch anziehen als die v-Samenanlagen. Es ist auch die für 5 Kreuzungen aus Samen der Kapseln 1—5 erhaltene Affinität I—I = 29,6 größer als die Affinität v—I = 26,1. Beide sind aber größer als die aus den Kreuzungen mit Frühbestäubung erhaltenen Werte (24,9 und 24,4). Deshalb ist der Samenansatz höher. Die v- und I-Samenanlagen behalten auffallend lange die Fähigkeit, die I-Schläuche chemotropisch anzuziehen, denn bei den Kapseln 14—18 waren immerhin noch 43,1—36,1% der Samenanlagen befruchtet worden. (Bis auf die Kapsel 17 gehen diese

auf Kreuzungen am 4. 8. zurück. Hier war 73 Stunden nach der Kastration bestäubt worden. Dem Aussehen der Blüten nach hätte nicht erwartet werden können, daß der Samenansatz noch so gut sein würde.) Doch der Verlauf der Kurven der Abb. 20 läßt vermuten, daß die v-Samenanlagen schneller altern als die I-Samenanlagen. Noch besser zeigen das die Kurven der Abb. 21.

Abb. 21. Das Reifen und Altern der ——— I-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.; — — — v-Samenanlagen der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.

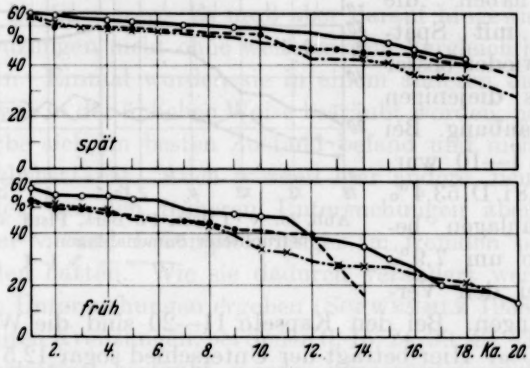


Abb. 22. % befruchteter Samenanlagen bei den Kreuzungen ——— v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × I · I; — — — v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. × I · I; —·—·— v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × I · I

Wie die Abb. 22 zeigt, setzten die Kreuzungen mit der v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. ♀ sowohl bei Früh- wie Spätbestäubung etwas schlechter an als diejenigen mit v · I *od.* Pl. *od* Plstd. ♀. Gegenüber denjenigen mit v · I *Bert.* Pl. *od.* Plstd. ♀ sind anfänglich keine nennenswerten Unterschiede vorhanden, weder im Samenansatz der Kapseln 1—10 noch bei den aus jeweils den ersten 5 Aufzuchten erhaltenen Affinitäten v—I und I—I. Die Zahlen brauchen nicht noch einmal angegeben zu werden. Wenn die Kreuzungen schlechter ansetzten, werden die Unterschiede ganz allgemein größer, vielleicht weil die v- und I-Samenanlagen bei den verschiedenen v · I verschieden reifen und altern. Jedoch gestattet das vorliegende Material noch keinen tieferen Einblick.

Bemerkenswert ist, daß aber i. J. 1952 gerade die Kreuzungen v · I *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd. × I · I besonders gut angesetzt hatten (Ka 1—10 64,6—59,7, i. D. 62,1% befruchteter Samenanlagen). Dementsprechend waren die Affinitäten v—I = 28,0 und vor allem I—I = 35,2 wesentlich höher gewesen (SCHWEMMLE 1957d). Besonders hierfür gilt das oben Ausgeführte (s. S. 242).

III. Vergleich der Kreuzungen mit Typ A (v) und I · I ♂♂

Durch die vorliegenden Untersuchungen sollte geprüft werden, ob in gleicher Weise wie bei der *Oenothera Berteriana* (B · *l*) auch bei der *Oe. odorata* (v · I) der Zeitpunkt der Bestäubung von Einfluß auf den Samenansatz ist. Denn dann wäre verständlich, daß bei den gleichen Kreuzungen so verschiedene Werte für die Affinitäten der Samenanlagen zu den Pollenschläuchen ermittelt wurden, zumal auch die Außenbedingungen von erheblichen Einfluß auf den Samenansatz sind. Tatsächlich setzten die Kreuzungen mit Typ A (v) und I · I ♂♂ dann besser an, wenn spät bestäubt wurde. Bei den B · *l* × I · I-Kreuzungen war das auch so gewesen. Aber bei den B · *l* × Typ A-Kreuzungen hatten diejenigen mit Spätbestäubung so angesetzt wie die mit Frühbestäubung. Offenbar reifen und altern die *l*-Samenanlagen anders als die v- und I-Samenanlagen. Darauf haben offenbar auch das Plasma und die Plastiden einen Einfluß. Allerdings konnte dieser nicht so eindeutig erfaßt werden wie durch die Untersuchungen des Jahres 1952 (SCHWEMMLE 1957d), über die bereits berichtet wurde. Hier müssen weitere Untersuchungen eine Klärung bringen. Daß die Affinitäten zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen abhängig sind von deren genetischen Konstitution, zeigt wieder die Zusammenstellung der Affinitätswerte in der Tab. 4. Für deren Bestimmung wurden wie sonst die Aufzuchten

Tabelle 4. *Die Affinitäten*

♀ \ ♂		v *od.* Pl.		I *Bert.* Pl.	
		früh	spät	früh	spät
v	*od.* Pl. *od.* Plstd.	13,3	20,6	24,5	26,9
	Bert. Pl. *od.* Plstd.	17,3	21,3	23,9	26,2
	Bert. Pl. *Bert.* Plstd.	13,4	21,7	24,4	26,1
I	*od.* Pl. *od.* Plstd.	21,7	27,8	30,4	30,9
	Bert. Pl. *od.* Plstd.	27,8	30,6	23,2	28,7
	Bert. Pl. *Bert.* Plstd.	25,3	32,2	24,9	29,6

der Kreuzungen verwendet, die am besten angesetzt hatten. Aus der Tabelle 4 entnehmen wir, daß die Affinitäten v—v in jedem Fall kleiner sind als die Affinitäten I—v, so verschieden auch die Werte in Abhängigkeit von Bestäubungszeit, dem Plasma und den Plastiden

sein mögen. Demnach werden die v-Schläuche von den v-Samenanlagen schlechter angezogen als von den I-Samenanlagen. Auch für die I-Schläuche scheint das bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung zu gelten. Aber es darf nicht übersehen werden, daß die Anteile an I · I errechnet wurden, wobei das sonst vorkommende Defizit, durch nicht keimende Samen und ausfallende Keimlinge bedingt, wegfällt. Demnach fallen die Werte für die I · I und damit diejenigen für die Affinitäten zu hoch aus. So ist es fraglich, ob die I-Schläuche in diesem Fall von den I-Samenanlagen besser angezogen werden als von den v-Samenanlagen. Sicher ist das so bei den Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × I · I.

Frühere Untersuchungen haben ergeben, daß die Affinität I—v größer ist als v—I. Das ist auch hier wieder der Fall, auch wenn die Unterschiede z. T. nicht groß sind. Nur I *od.* Pl. *od.* Plstd.—v = 21,7 ist kleiner als v *od.* Pl. *od.* Plstd.—I = 24,5. So können frühere Befunde grundsätzlich wieder bestätigt werden. Aber es ist nicht möglich, für eine Affinität, etwa v—I, einen ganz bestimmten eindeutigen Wert anzugeben, weil es sich gezeigt hat, daß nicht nur die Außenbedingungen von großem Einfluß sind, sondern auch, durch die Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung erfaßt, der Zustand der Samenanlagen zur Zeit der Befruchtung. Diese aber reifen und altern; demzufolge ziehen sie eine bestimmte Pollenschlauchsorte recht verschieden an.

Daß verschiedene Pollenschlauchsorten auf die von einer bestimmten Samenanlagensorte ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe verschieden reagieren, konnte auch hier wieder gezeigt werden. Die Affinitäten v—v sind durchweg kleiner als die Affinitäten v—I. Die I-Schläuche werden also von den v-Samenanlagen besser angezogen als die v-Schläuche. Bei den I-Samenanlagen ist das nur bei den Kreuzungen mit v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. ♀ der Fall. Bei den anderen ist es gerade umgekehrt. Dabei sind infolge der Berechnung der I · I die Unterschiede zwischen den vergleichbaren Werten in Wirklichkeit größer.

Das unterschiedliche Reaktionsvermögen der v- und I-Pollenschläuche zeigen auch die Kurven der Abb. 23 für die Kreuzungen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. mit Typ A (v) bzw. I · I, die gleichzeitig gemacht wurden (s. Tab. 1). Die Werte für diese wurden in der auf S. 227 angegebenen Weise errechnet. Die Affinitätsunterschiede sind dabei ausgeschaltet. Die v-Samenanlagen ziehen bei den Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × Typ A (v) früh die v-Schläuche zunächst chemotropisch schlecht an. Die Kurve dafür — die untere in der linken Kurvenschar — beginnt bei 7,5% und steigt dann ziemlich gleichmäßig auf 58,3% an. Dadurch ist der unterschiedliche Reifezustand der v-Samenanlagen in den Fruchtknoten der 7 für die Kreuzung verwendeten Blüten erfaßt. Bei den 7 Kreuzungen v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. × I · I werden sich die v-Samenanlagen etwa in demselben Zustand befunden haben. Aber die I-Schläuche werden

viel besser angezogen, denn die Kurve dafür beginnt bei 42,4% und endet bei 94,0%. Offenbar reagieren die I-Schläuche besser auf die von den v-Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe.

Für die I-Samenanlagen gilt genau das gleiche. Wird Typ A (v) eingekreuzt, so erhalten wir die Reifungskurve der I-Samenanlagen, die bei 26,6% beginnt und bis auf 80,2% ansteigt. Sie liegt übrigens ganz über der Kurve für die v-Samenanlagen. Das bedeutet, daß die I-Samenanlagen schneller reifen als die v-Samenanlagen. Dabei ist das durch die Kreuzungen erfaßte chemotropische Anziehungsvermögen ein Maß für den Reifezustand. Wird dieser mit den I-Schläuchen getestet,

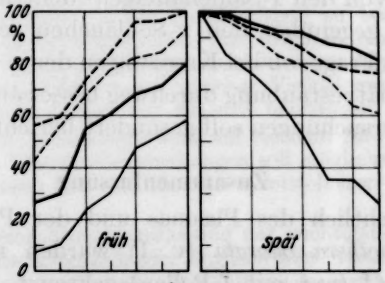


Abb. 23. Das Reifen und Altern der ——— } I-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd.;
– – – }
——— } v-Samenanlagen der v · I *od.* Pl. *od.* Plstd. getestet
– – – }
durch die { v-Schläuche (ausgezogene Kurven)
I-Schläuche (gestrichelte Kurven)

so erhalten wir die bei 56,0% beginnende und bis auf 100% ansteigende Kurve. Diese liegt übrigens wieder ganz über der für die v-Samenanlagen. Demnach zeigen auch die Kreuzungen mit I · I ♂♂ das unterschiedliche Reifen der v- und I-Samenanlagen.

Bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung (rechte Kurvenschar) verlieren die v-Samenanlagen gegenüber den v-Schläuchen ihr chemotropisches Anziehungsvermögen sehr schnell, sinkt doch die Kurve von 100% auf nur noch 26,2% ab. Für die I-Schläuche altern aber die gleichen v-Samenanlagen nicht so stark, denn die Kurve dafür fällt weniger steil auf den niedrigsten Wert von 61,1% ab. Es kommt also sehr darauf an, welche Pollenschlauchsorten verwendet werden.

Die I-Samenanlagen verlieren bei den Kreuzungen mit Typ A (v) ihr chemotropisches Anziehungsvermögen viel langsamer als die v-Samenanlagen, denn die Kurve dafür sinkt nur allmählich von 100% auf 81,9% ab. Die schneller reifenden I-Samenanlagen altern auch langsamer. Werden sie mit I-Schläuchen getestet, so finden wir grundsätzlich das gleiche, denn die von 98,5% auf 76,6% abfallende Kurve liegt fast ganz über derjenigen für die v-Samenanlagen. So ist es auch bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung. Aber im Gegensatz zu diesen

werden in den Kreuzungen mit Spätbestäubung die I-Schläuche von den I-Samenanlagen schlechter angezogen als die v-Schläuche. Überraschend ist das nicht. Die I-Samenanlagen haben in den Kreuzungen mit Frühbestäubung die v-Schläuche noch nicht gut angezogen. Erst allmählich erreichen sie das in diesen Versuchen erfaßte maximale Anziehungsvermögen und verlieren es nur langsam. Demgegenüber werden die I-Schläuche von den I-Samenanlagen schon bei den Kreuzungen mit Frühbestäubung sehr gut chemotropisch angezogen; bereits bei diesen ist der Höchstwert der I · I von 32,5% gefunden worden. Es ist dann kein Wunder, wenn bei den Kreuzungen mit Spätbestäubung die I-Schläuche von den I-Samenanlagen nicht mehr so gut angezogen werden und sie gegenüber den v-Schläuchen schlechter abschneiden.

Es ist nun die Frage, ob bei Kreuzungen der v · I ♀♀ mit anderen ♂♂ diejenigen mit Spätbestäubung durchweg besser ansetzen. Über die diesbezüglichen Untersuchungen soll gesondert berichtet werden.

Zusammenfassung

1. Drei hinsichtlich des Plasmas und der Plastiden verschiedene Formen der *Oenothera odorata* (v · I) wurden mit Typ A (nur mit v-Pollen) und I · I (nur mit I-Pollen) gekreuzt. Dabei wurde jeweils sehr früh und sehr spät bestäubt.

2. Die Kreuzungen mit Spätbestäubung setzten besser an als die mit Frühbestäubung.

3. Die v- und I-Samenanlagen reifen und altern verschieden. Ebenso unterscheiden sich die v- und I-Schläuche im Reaktionsvermögen auf die von den Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe.

Literatur

RICHTER, CH.: Untersuchungen zur Physiologie der Befruchtung bei Oenotheren. Z. Bot. **44**, 377—407 (1956). — RÜHL, F.: Die genetische Analyse der Oenothera campylocalyx. Diss. Erlangen 1952. — SCHWEMMLE, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? II. Biol. Zbl. **70**, 193—252 (1951). — Der Einfluß des Plasmas auf die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen. Biol. Zbl. **71**, 487—499 (1952). — Trisome Mutanten der *Oenothera odorata*. Flora (Jena) **143**, 356—384 (1956). — Der Samenansatz bei Kreuzungen mit der Oenothera Berteriana ♀ nach Früh- und Spätbestäubung. Planta (Berl.) **49**, 135—167 (1957a). — Das unterschiedliche Reifen und Altern der Samenanlagen in den verschiedenen Abschnitten des Fruchtknotens der Oenothera Berteriana. Planta (Berl.) **49**, 168—204 (1957b). — Der Einfluß des Plasmas auf die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen. Biol. Zbl. **76**, 443—453 (1957c). — Der Einfluß des Plasmas und der Plastiden auf die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen. Biol. Zbl. **76**, 529—549 (1957d). — SCHWEMMLE, J. u. Mitarb.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Teil I—VI. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **75**, 358—800 (1938). — ZITEK, R. v.: Der Nachweis der v · v- und I · I-Homozygoten der Oenothera odorata. Diss. Erlangen 1954.

Prof. Dr. J. SCHWEMMLE, Botanisches Institut der Universität Erlangen

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Ergebnisse der Biologie

Herausgegeben von H. Autrum, E. Bünning, K. v. Frisch, E. Hadorn, A. Kühn, E. Mayr, A. Pirson, J. Straub, H. Strubbe, W. Weidel. Redigiert von **H. Autrum.** Zwanzigster Band. Mit 34 Abbildungen. IV, 251 Seiten Gr.-8°. 1958. DM 30.—

Inhaltsübersicht: **The Cuticle of Arthropods.** By A. Glenn Richards, St. Paul, Minn./USA. — **Die Sinnesorgane des Skeletsmuskels und die nervöse Steuerung der Muskeltätigkeit.** Von D. Burkhardt, Würzburg. — **Selektive Befruchtung.** Von C.-G. Arnold, Erlangen. — **Die Regulation der Sexualität in den Insektenstaaten.** Von K. Bier, Würzburg. — **Der Zeitsinn der Arthropoden.** Von M. Renner, München. — **Induktionssysteme in der Embryonalentwicklung von Insekten.** Von G. Krause, Tübingen. — **Die Orientierung der Bienen im Flug.** Von H. Heran, Graz. — Namen- und Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Handbuch der Pflanzenphysiologie
Encyclopedia of Plant Physiology

Herausgegeben von
W. Ruhland
Unterdeufstetten
In Gemeinschaft mit

E. Ashby · J. Bonner · M. Geiger-Huber · W. O. James · A. Lang · D. Müller
M. G. Stålfelt

In 18 Bänden

Im Mai 1958 wird erscheinen:

IV. Band:

Die mineralische Ernährung der Pflanze
Mineral Nutrition of Plants

Bearbeitet von M. J. Adriani · A. Åslander · W. Baumeister · W. Bergmann · R. Biebl · E. v. Boguslawski · H. Ellenberg · W. Eschrich · H. Fischer · F. Gessner · E. J. Hewitt · H. L. Jensen · K. Kalle · W. Krause · L. Leyton · G. Linnemann · E. Melin · H. Metzner · G. Michael · A. Pirson · R. N. Robertson · R. S. Russell · K. Scharrer · Th. Schmucker · M. Steiner · G. Stenlid · W. Stiles · C. O. Tamm · L. Wiklander · H. v. Witsch. Redigiert von **G. Michael.** Mit 210 Abbildungen. Etwa 1200 Seiten Gr.-8°. 1958.

Vorbestellpreis gültig bis zum Erscheinen Ganzleinen DM 238.40

Endgültiger Ladenpreis nach Erscheinen Ganzleinen DM 298.—

Bei Verpflichtung zur Abnahme des Gesamtwerkes gilt der Vorbestellpreis auch nach Erscheinen des Bandes weiter als Subskriptionspreis, jedoch ist jeder Band zum Ladenpreis einzeln käuflich.

Inhaltsübersicht: **I. Einführung und Übersicht.** — **II. Die Aschenstoffe.** — **III. Methoden zur Ermittlung mineralischer Bedürfnisse der Pflanzen.** Allgemeine und historische Übersicht. Die Methodik der Wasserkultur höherer Pflanzen. Der Gefäßversuch und seine Technik. Die Algenkultur. Tracer methods with isotopes. — **IV. Der Erwerb der Mineralstoffe.** Die Mineralstoffquellen der Pflanze. The uptake of minerals. Besonderheiten in der Mineralstoffversorgung. — **V. Der Transport der Mineralstoffe.** — **VI. Der Haushalt der Mineralstoffe.** Die Rolle der Mineralstoffe im allgemeinen. Die einzelnen Elemente (Aufnehmbarkeit und Aufnahme durch die Pflanzen, Funktionen in der Pflanze, toxische und morphogenetische Wirkungen, Schädigungen durch Mangel oder Übermaß). — **VII. Salt losses and redistribution of salts in higher plants.** — **VIII. Die Bedeutung der Mineralstoffe für die pflanzliche Besiedlung des Bodens.** Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). Bodenspezialisten. — **IX. Die Bedeutung der Mineralstoffe für den Pflanzenbau.** Historisches. Die Ermittlung der Nährstoffbedürftigkeit des Bodens. Das Ertragsgesetz. Die besonderen Mineralstoffbedürfnisse der wichtigsten Kulturpflanzen. — **X. Die Bedeutung der Mikroorganismen für den Kreislauf der Mineralstoffe.** — Jeder Beitrag enthält ein Literaturverzeichnis. — Namenverzeichnis — Author Index. — Sachverzeichnis (Deutsch—Englisch). — Subject Index (English—German).

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany